ISSN 0006—8136

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 68
4
АПРЕЛЬ

«НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1983

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ • ТОМ 68 (1983) № 4

Журнал основан в 1916 г.
Издается 12 раз в год

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

В. И. Василевич, А. Е. Васильев (*зам. главного редактора*), М. М. Голлербах, Т. И. Капралова (*отв. секретарь*), Е. М. Лавренко, Н. А. Миняев, Б. Н. Норин (*зам. главного редактора*), Т. И. Серебрякова, А. К. Скворцов, А. Л. Тахтаджян (*главный редактор*), Х. Х. Трасс, Ан. А. Федоров, С. К. Черепанов (*зам. главного редактора*), М. С. Яковлев, А. А. Яценко-Хмелевский.

EDITORIAL BOARD

S. K. Cherepanov (*Associate Editor*), An. A. Fedorov, M. M. Hollerbach, T. I. Kapralova (*Secretary*), E. M. Lavrenko, N. A. Miniaev, B. N. Norin (*Associate Editor*), T. I. Serebryakova, A. K. Skvortsov, A. L. Takhtajan (*Editor-in-Chief*), H. H. Trass, V. I. Vasilevich, A. E. Vassilyev (*Associate Editor*), M. S. Yakovlev, A. A. Yatsenko-Khmelevsky.

РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ

В. А. Алексеев, Э. Ц. Габриэлян, М. В. Горленко, И. К. Дагис, К. З. Закиров, Н. И. Караева, Л. Я. Курочкина, Л. И. Малышев, Б. Т. Матиенко, Ю. С. Насыров, Г. Ш. Нахуцришвили, Н. Т. Нечаева, Э. Х. Пармасто, В. И. Парфенов, К. М. Сытник, Л. В. Табака, В. Н. Тихомиров, С. С. Харкевич.

EDITORIAL COUNCIL

V. A. Alexeyev, I. K. Dagis, E. Ts. Gabrielian, M. V. Gorlenko, N. I. Karaeva, S. S. Kharkevich, L. Ya. Kurochkina, L. I. Malyshev, B. T. Matienko, G. Sh. Nakhuzrischvili, Yu. S. Nasyrov, N. T. Nechaeva, V. I. Parfenov, E. Kh. Parmasto, K. M. Sytnik, L. V. Tabaka, V. N. Tikhomirov, K. Z. Zakirov.

Зав. редакцией *М. П. Тулина.* Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *О. В. Олендская* и *Т. А. Румянцева*

Сдано в набор 11.01.83. Подписано к печати 25.03.83. М-18943. Формат бумаги $70\times108^{1}/_{16}$.
Бумага № 2. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Печ. л. 9.0+8 вкл. (1 печ. л.) = 14.0 усл. печ. л. Усл. кр.-отт. 14.44. Уч.-изд. л. 16.63. Тираж 2234. Тип. зак. 13

Издательство «Наука», Ленинградское отделение
199164, Ленинград, В-164, Менделеевская линия, 1
«Ботанический журнал», тел. 218-36-12

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука»
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12

УДК 581.321.1 : 582.572.2

Г. А. Комар

МОРФОЛОГИЯ СЕМЯПОЧЕК СЕМЕЙСТВА ЛИЛЕЙНЫХ

G. A. KOMAR. MORPHOLOGY OF *LILIACEAE* OVULES

На основе имеющихся в литературе данных по морфологии семяпочек лилейных обсуждаются вопросы ориентации семяпочек в завязи, числа интегументов, их участия в образовании микропиле, типов семяпочек и нуцеллуса, развития семяпочки. Отмечаются большая полиморфность морфологических признаков семяпочек в сем. *Liliaceae* и слабая изученность многих их особенностей. Изложение идет в основном по подсемействам в рамках системы Энглера.

Семейство лилейных[1] в последнее время привлекает внимание многих исследователей: систематиков, эмбриологов, анатомов благодаря ярко выраженной полиморфности признаков вегетативной и особенно репродуктивной сфер. Семяпочки этого семейства сильно различаются по типу, по положению в завязи и по развитию интегументов и нуцеллуса. Очень разнообразно представлены также ариллусы и различные ариллусоподобные образования, которые мы частично проанализировали в предыдущей работе (Комар, 1978). Хотелось бы подчеркнуть, что в изучаемом семействе все эти очень полиморфные признаки строения семяпочки, ее тип, число интегументов, степень их развития, участие в формировании микропиле, наличие обтуратора и семенных придатков, развитие нуцеллуса, тип мегаспорогенеза и т. д. широко используются для таксономических целей (Bouman, 1971; Palser, 1975).

Положение семяпочек в завязи

Положению семяпочки в завязи, к сожалению, не все морфологи уделяют внимание, хотя этот показатель может быть важным систематическим признаком, без которого невозможно составить полного представления о семяпочках в пределах семейства. По утверждению C. Sterling (1972, 1973a, b, 1975, 1977), положение семяпочек в верхней, средней и нижней частях завязи у некоторых групп лилейных различно.

В подсем. *Wurmbaeoideae* в трибе *Neodregeae* семяпочки варьируют по своей ориентации в завязи от эпитропных (повернутых к вершине завязи) до плагиотропных (расположенных горизонтально) (Sterling, 1972); в трибе *Colchiceae* встречаются семяпочки эпитропные, плагиотропные, иногда базитропные (повернутые к основанию завязи) (Sterling, 1973a) или плевротропные (повернутые к стенке завязи) (например, у *Colchicum*) (Berg, 1962b). В трибе *Wurmbeae* наблюдаются семяпочки эпитропные или базитропные в нижней или верхней частях гнезда завязи и плагиотропные в средней (Sterling, 1973b); у *Baeometra* семяпочки эпитропные в основании завязи и большей частью плагиотропные в центральной и верхней частях; у *Burchardia* большей частью плагиотропные; у *Walleria* базитропные (Sterling, 1974a). У представителей трибы *Iphigenieae* базитропные с тенденцией к плагиотропности (*Camptorrhiza*) или всех типов: эпитропные, плагиотропные, базитропные (*Iphigenia*, *Ornithoglossum*) (Sterling, 1974b); у представителей трибы *Glorioseae* (*Gloriosa*, *Sandersonia*) ориентация семяпочек плагиотропная (Sterling, 1975).

---

[1] Систематическое положение лилейных указывается по «Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien» в обработке H. Melchior (1964), так как в большинстве работ авторы придерживаются этой системы.

© Издательство «Наука», «Ботанический журнал», 1983 г.

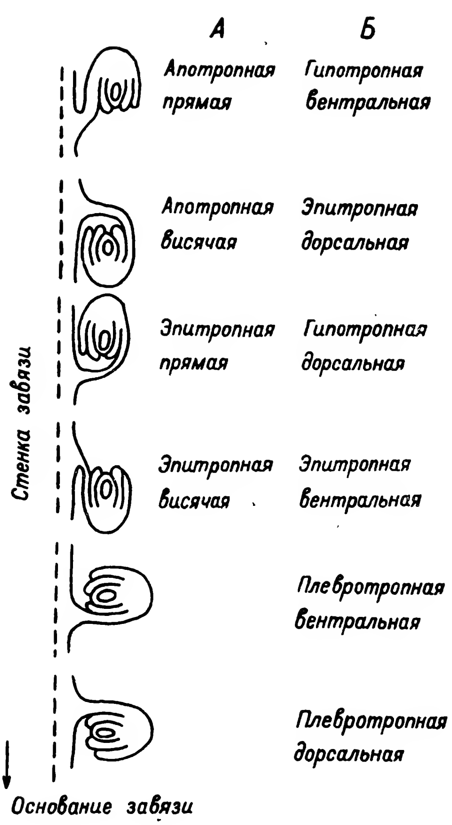


Рис. 1. Схема типов семяпочек по положению в завязи.

По: Е. Е. Warming, 1913 (*А*) и McLean, Ivimey-Cook, 1956 (*Б*) (цит. по: Björnstad, 1970).

В подсем. *Melanthioideae* в трибе *Uvularieae* были описаны семяпочки от базитропной до плагиотропной (*Kreysigia*, *Schelhammera*) или от эпитропной до плагиотропной с тенденцией к базитропной (*Uvularia*) (Sterling, 1977); в трибах *Hewardieae* и *Tricyrteae* — плагиотропные, в трибе *Petrosavieae* — от базитропной до плагиотропной (Sterling, 1978), в трибе *Tofieldieae* ориентация семяпочек базитропная (*Nathericum*) и плагиотропная (*Pleea*) или варьирующая от базитропной к плагиотропной и затем к эпитропной (*Nietneria*, *Tofieldia*) (Sterling, 1979).

В подсем. *Asparagoideae* в трибе *Polygonateae* наблюдаются семяпочки эпитропные, а также варьирующие между плевротропными и гипотропными (повернутые к основанию завязи); рафе при этом может быть ориентировано вентрально или дорсально. Согласно J. Björnstad (1970), семяпочка последнего типа наблюдается у видов *Polygonatum*. Björnstad пользуется классификацией McLean и Ivimey-Cook, 1956 (цит. по: Björnstad, 1970) (рис. 1). Тенденция к дорсально-плевротропному положению семяпочек наблюдается у *Maianthemum* (Utech, Kawano, 1976a). В то же время у разных видов *Smilacina* положение семяпочек варьирует от гипотропного до плевротропного (Björnstad, 1970). В трибе *Convallarieae* у *Convallaria* ориентация семяпочек также варьирует от плевротропной до гипотропной (Björnstad, 1970; Utech, Kawano, 1976a, b). Такое нефиксированное положение семяпочек внутри завязи Е. Warming (цит. по: Björnstad, 1970) классифицировал как гетеротропное. У *Clintonia* и *Disporum*, стоящего несколько особняком в трибе *Polygonateae*, ориентация семяпочек эпитропная (Björnstad, 1970). R. Berg (1962a, b) отмечает гипотропную (редко плевротропную) ориентацию семяпочек в роде *Scoliopus* и плевротропную у представителей родов *Trillium*, *Paris*, *Medeola*.

В подсем. *Lilioideae* Berg (1960, 1962b) указывает на слегка гипотропную или плевротропную ориентацию семяпочек у *Calochortus* и плевротропную у родов *Gagea* и *Tulipa*.

В подсем. *Dracaenoideae* (у родов *Dracaena*, *Nolina*, *Sansevieria* и *Dasylirion*) Berg (1962b) отмечает гипотропную ориентацию семяпочек. Guédès (1973) сообщает об апотропном положении семяпочек у *Sansevieria trifasciata*. Однако Melchior (1964) не включает в семейство лилейных это подсемейство. Названные выше роды относятся к трибе *Dracaeneae* сем. *Agavaceae*. Термин «апотропная» семяпочка, т. е. повернутая к основанию завязи, согласно Е. Warming (1913), является синонимом термину «гипотропная» (рис. 1).

Есть некоторые сведения о положении семяпочек в завязи у представителей подсем. *Scilloideae*: у *Albuca* — плевротропное, у *Veltheimia viridifolia* — апотропное (Buchner, 1948).

Ориентация семяпочки в завязи — это признак нестабильный, характеризующий то целое подсемейство, то трибу, а иногда отдельный род. Другими словами, этот признак в ряде случаев постоянный, в других — сильно варьирует.

Тип семяпочки

Тип, или форма, семяпочки, т. е. характер и степень изгиба семяпочки по отношению к фуникулусу, является очень важным таксономическим признаком, так как это более или менее постоянный признак в пределах рода, подсемейства или семейства и даже целого класса. B. Palser (1975), например, считает, что у однодольных редко бывают гемитропные, амфитропные и кампилотропные семяпочки, а цирцинотропные характерны исключительно для двудольных. Warming (1913) и Ф. Ван-Тигем (1901) признавали важность для таксономических целей числа интегументов и толщины нуцеллуса, но I. Mauritzon (1939) придавал этим свойствам меньшее значение, чем типу семяпочки, так как они встречаются в пределах одного и того же семейства. Тип семяпочки, по мнению W. Philipson (1975), — это более широкий, более универсальный признак.

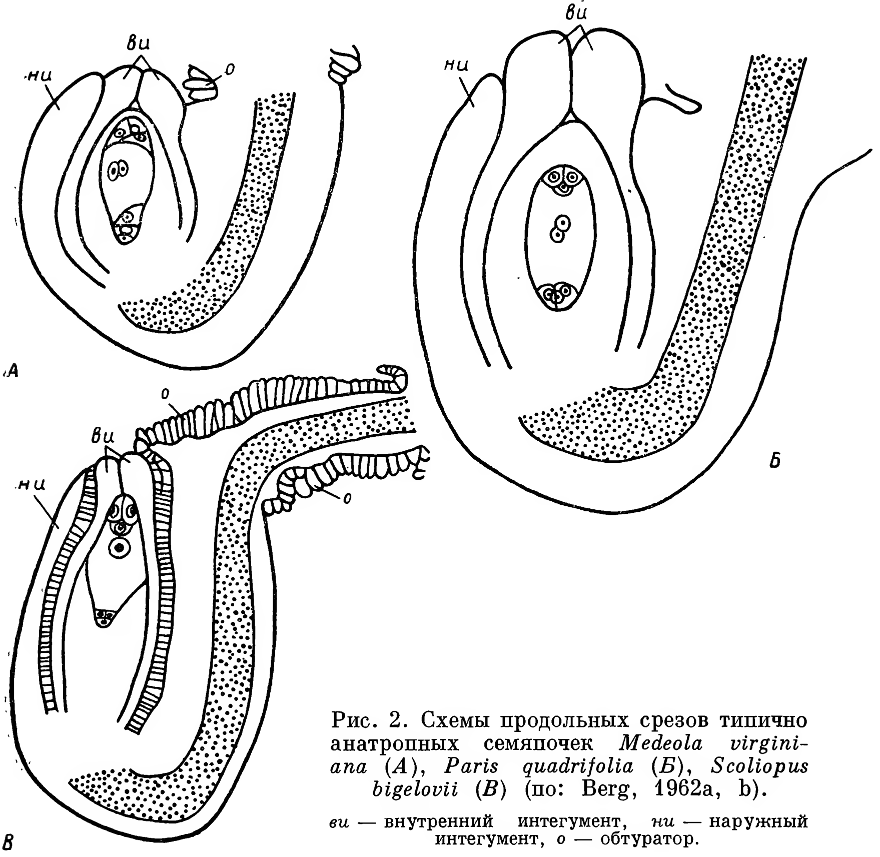


Рис. 2. Схемы продольных срезов типично анатропных семяпочек *Medeola virginiana* (*A*), *Paris quadrifolia* (*Б*), *Scoliopus bigelovii* (*В*) (по: Berg, 1962a, b).

ви — внутренний интегумент, *ни* — наружный интегумент, *о* — обтуратор.

Однако семейство лилейных характеризуется наличием самых различных типов семяпочек, от атропных до кампилотропных и амфитропных. Тип семяпочки в этом семействе нельзя считать очень устойчивым признаком: он может варьировать даже в пределах подсемейства. Надо также отметить, что морфология семяпочки для этого семейства исследована недостаточно и есть много расхождений в определении типа семяпочек. Так, например, в подсем. *Asphodeloideae* семяпочки представителей рода *Asphodelus* одни исследователи считают анатропными (Maheshwari, Singh, 1930; Eunus, 1952), а другие — атропными (Stenar, 1928a; Huber, 1969). Также в отношении семяпочек *Eremurus* и *Aloe*: есть утверждения об атропном (Prosina, 1930; Huber, 1969) и полуатропном (Stenar, 1928a; Joshi, 1937) типах и т. д. В целом же в подсем. *Asphodeloideae* наблюдается несколько типов семяпочек: гемитропные (у некоторых представителей трибы *Asphodeleae* и *Aloeae*), атропные (у *Asphodeline taurica* из трибы *Asphodeleae*), анатропные (в трибе *Dianellea*, у некоторых представителей триб *Asphodeleae* и *Hemerocalleae*) (Strasburger, 1879; Schnarf, Wunderlich, 1939; Berg, 1962a; Cave, 1975; Комар, 1982).

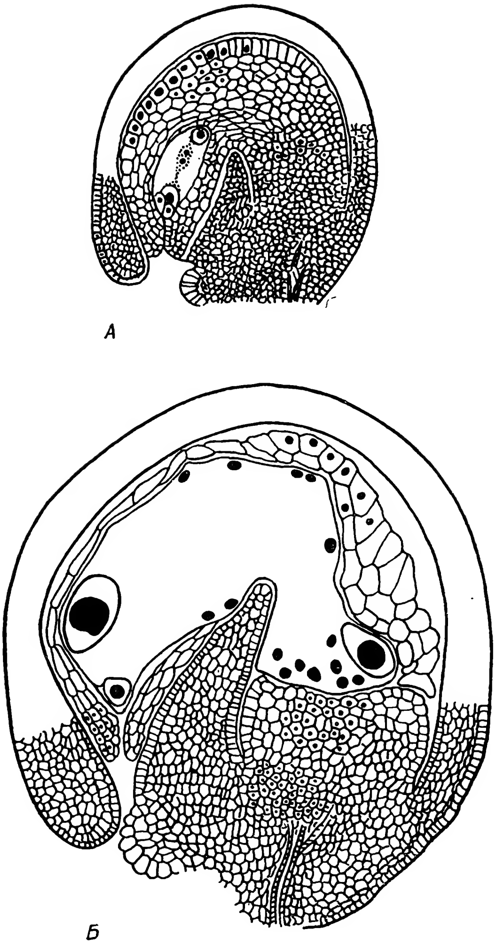


Рис. 3. Продольные срезы амфитропной семяпочки *Allium ursinum* перед оплодотворением (*А*) и во время первых делений в эндосперме (*Б*) (по: Hasitschka-Jenschke, 1957).

В подсем. *Smilacoideae*, по данным F. Netolitzky (1926), встречаются в основном атропные семяпочки, а согласно Melchior (1964), — атропные и гемитропные.

В подсем. *Asparagoideae* отмечены главным образом анатропные семяпочки (рис. 2) (*Asparagus*, *Ruscus*, *Paris*, *Polygonatum*, *Medeola*, *Scoliopus*, *Disporum*, *Clintonia*, *Smilacina* и др.) или почти анатропные — с поворотом немного меньше 180° (некоторые виды *Polygonatum*, *Smilacina*, *Maianthemum*, *Convallaria*) (Berg, 1959, 1962a, b; Björnstad, 1970).

В подсем. *Scilloideae* также преобладает анатропный тип семяпочки (*Scilla*, *Chionodoxa*, *Muscari*, *Lachenalia*, *Ornithogalum*, *Veltheimia*, *Albuca*, *Camassia*, *Eucomis*) (Wunderlich, 1937—1938; Buchner, 1948; Савченко, Комар, 1965; Speta, 1971, 1972; Dutt, Rao, 1975), однако в литературе мы могли найти сведения не о всех представителях этого подсемейства.

В подсем. *Lilioideae* также наиболее распространен анатропный тип семяпочки (*Gagea*, *Lloydia*, *Tulipa*, *Erythronium*, *Fritillaria*, *Cardiocrinum*, *Lilium*, *Calochortus*) (Joshi, 1940; Ashraful Hague, 1950; Berg, 1960; Bouman, 1974; Петрова, 1977). Правда, В. П. Печеницын (1965) считает, что у *Tulipa* семяпочки цирцинотропные, но эту точку зрения он недостаточно аргументировал.

Для подсем. *Wurmbaeoideae* [2] сведения о типах семяпочек далеко не полные и довольно неопределенные. Есть данные об анатропных семяпочках (*Burchardia*), или большей частью кампилотропных и редко об анатропных (*Walleria*) или же, наконец, кампилотропных в основании завязи и анатропных в верхней и центральной ее частях (*Baeometra* из трибы *Baeometreae*) (Sterling, 1974a). В трибе *Iphigenieae* наблюдается кампилотропный тип семяпочки с тенденцией к анатропности (*Camptorrhiza*) или и кампилотропный, и анатропный типы семяпочек (*Iphigenia*, *Ornithoglossum*) (Berg, 1962b; Sterling, 1974b). В трибе *Glorioseae* оба автора наблюдали семяпочки и анатропные, и кампилотропные (*Gloriosa*, *Sandersonia*) (Berg, 1962b; Sterling, 1975); в трибе *Colchiceae* — анатропные (Berg, 1962b) или же в одной завязи кампилотропные и анатропные (*Androcymbium*) (Sterling, 1973a). Последнее Sterling наблюдал и в завязи *Anguillaria* (триба *Wurmbaeae*); у *Wurmbeae* (другой представитель этой трибы) семяпочки обычно кампилотропные, изредка анатропные (Sterling, 1973b). В трибе *Neodregeae* у видов родов *Dipidax* и *Neodregea*, согласно Sterling (1972), могут быть кампилотропные и анатропные семяпочки в одной завязи. К сожалению, в литературе, кроме работ Sterling, почти нет других данных о типах семяпочек у этого подсемейства.

Сведений о типе семяпочек примитивного подсем. *Melanthioideae* в литературе мы обнаружили довольно мало. Есть данные по отдельным трибам или родам. Так, известно, что у *Veratrum* семяпочки анатропные (Stenar, 1928b; Савченко, Комар, 1965); в трибах *Uvularieae* (*Schelhammera*, *Uvularia*) — от кампилотропных до анатропных (Sterling, 1977); в трибах *Hewardieae* и *Tricyrteae* — анатропные (Berg, 1962b; Sterling, 1978); в трибе *Petrosavieae* — от анатропных до кампилотропных (Sterling, 1978); в трибе *Tofieldieae* — как анатропные (*Nietneria*, *Pleea*, *Tofieldia*), так и кампилотропные (*Nathericum*, *Tofieldia*) (Sterling, 1979).

---

[2] Систематика этого подсемейства приводится по Sterling (1972, 1973a, b, 1974a, b).

Для подсем. *Ophiopogonoideae* есть сведения лишь в отношении рода *Ophiopogon*, для которого характерна типичная анатропная семяпочка (Rao, Kaur, 1979). Что касается остальных подсемейств *Liliaceae*, то мы не обнаружили в литературе каких-либо определенных указаний относительно типа их семяпочек. Таким образом, преобладающим в этом семействе следует считать анатропный тип семяпочки.

Особняком стоит подсем. *Allioideae*, выделяемое в отдельное сем. *Alliaceae* (Тахтаджян, 1966). В этом подсемействе, по данным ряда исследователей (Hasitschka-Jenschke, 1957; Савченко, Комар, 1965; Соколов, 1968а, б; Миркамилов, 1971; Комар, 1978), у самого большого рода *Allium* наблюдается амфитропный тип семяпочки (рис. 3), но есть и такая точка зрения, что семяпочки *Allium* могут быть кампилотропными (Модилевский, 1925; Weber, 1929; Geitler, 1955; Гваладзе, 1962) и даже анатропными (Устинова, 1944; Murphy, 1946; Глущенко, 1956). Возможно, мнение о кампилотропности семяпочек *Allium* обусловлено недостаточно четким представлением о различиях кампилотропного и амфитропного типов. На рисунках зачастую бывает изображена явно амфитропная семяпочка, трактуемая как кампилотропная. Возможно, прав М. А. Миркамилов (1975), который отмечает, что у *Allium* трудноопределяемая промежуточная между анатропным и амфитропным типами форма семяпочки.

Что касается других представителей подсем. *Allioideae*, то есть данные об анатропности семяпочек *Agapanthus*, *Muilla*, *Brodiaea* и др. (Савченко, Комар, 1965; Berg, Maze, 1966; Berg, 1978).

Число интегументов

Этот признак гораздо более постоянный, чем предыдущие, и может характеризовать целое семейство. Существует мнение, что двупокровность — это более примитивный признак, чем однопокровность (Имс, 1964; Sundara Rajan, 1976). В этом отношении семейство лилейных несомненно примитивно, так как виды с двупокровными семяпочками составляют основную массу этого семейства. В подсемействах *Asparagoideae*, *Scilloideae*, *Lilioideae*, *Asphodeloideae* встречаются только двупокровные семяпочки. В подсемействах *Wurmbaeoideae* и *Melanthioideae* (триба *Tofieldiaeae*, род *Nathericum*), по данным Sterling (1972, 1973a, b, 1974a, b, 1975, 1979), наблюдаются и однопокровные семяпочки. Однопокровность считается типичной для трибы *Neodregeae* (подсем. *Wurmbaeoideae*) (Sterling, 1972), для *Androcymbrium dregei* (триба *Colchiceae* того же подсемейства) (Sterling, 1973a). В последнем случае Sterling обнаружил корреляцию между степенью срастания плодолистиков и числом интегументов. Семяпочки с одним интегументом отличаются массивным и тупым на верхушке нуцеллусом, который возник в результате слияния собственно нуцеллуса с остатками внутреннего интегумента. Однопокровные семяпочки Sterling (1973b) наблюдал также у представителей родов *Anguillaria* и *Wurmbeae* (триба *Wurmbaeae*), которые считал более подвинутыми, чем у представителей трибы *Neodregeae*, по степени срастания плодолистиков, по большему слиянию интегументов с фуникулусом. В этой работе автор дает серию схем семяпочек *Neodregeae* и *Wurmbeae* по степени срастания интегументов с фуникулусом. В том же подсемействе *Wurmbaeoideae* у родов *Baeometra*, *Burchardia* и *Walleria* Sterling (1974a) обнаружил в основном двупокровные семяпочки за исключением *Baeometra columellaris*. Подобное он нашел в трибе *Iphigenieae*: семяпочки родов *Camptorrhiza*, *Iphigenia*, *Ornithoglossum* в основном двупокровные. Исключением являются *Iphigenia ledermannii* и *Ornithoglossum glaucum*. В этой трибе, по мнению автора, есть общая тенденция к однопокровности и к слиянию плодолистиков (Sterling, 1974b). В трибе *Glorioseae* все семяпочки двупокровные, хотя могут производить, по мнению Sterling (1975), вне-

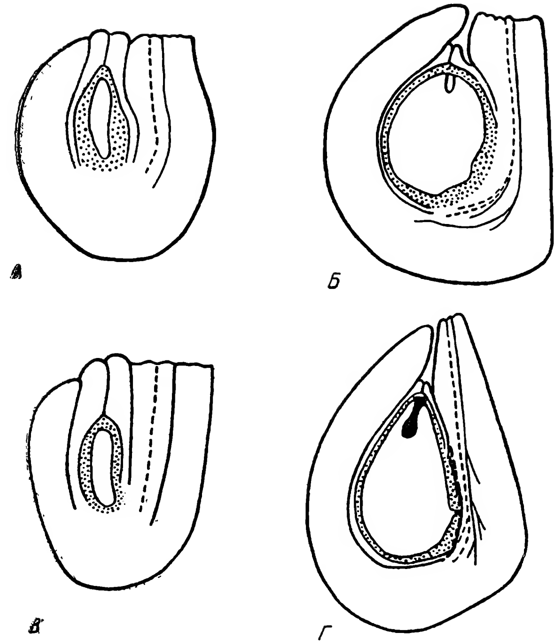


Рис. 4. Схемы продольных срезов семяпочек *Lilium martagon* (*А*) и *Fritillaria caucasica* (*В*) со зрелым зародышевым мешком и после оплодотворения с начинающим развиваться зародышем (*Б*, *Г*) (по: Петрова, 1977).

чатление однопокровных. Надо отметить, что автор подтверждает свои выводы не всегда достаточно четкими иллюстрациями, срезы семяпочек зачастую сделаны косо, поэтому данные Sterling вызывают сомнение. Если обратиться к иллюстративному материалу в работах о трибах *Neodregeae* и *Wurmbaeae*, то создается впечатление, что семяпочки у представителей этих триб все же имеют два интегумента, а не один. Поэтому вопрос об однопокровности семяпочек семейства лилейных нельзя считать решенным. Кроме Sterling, другие исследователи семейства ничего не говорят об однопокровности семяпочек.

Формирование микропиле

Микропиле у двупокровных семяпочек может формироваться наружным, внутренним или обоими интегументами. Статистически доказано (Sundara Rajan, 1976), что существует корреляция между формированием микропиле двумя интегументами и другими общепризнанными признаками примитивности покрытосемянных: деревья или кустарники, актиноморфные цветки, свободные лепестки, осевая плацентация, крассинуцеллятные семяпочки и ядерный эндосперм. S. Sundara Rajan (1976) делает вывод, что образование микропиле обоими интегументами является примитивным и довольно распространенным признаком. Некоторые авторы придерживаются такого же мнения (Sporne, 1969, 1973; Lowe, 1961, цит. по: Sundara Rajan, 1976). Довольно часто микропиле формируется только внутренним интегументом, совсем редко — только наружным.

По имеющимся в литературе сведениям и нашим данным, у лилейных микропиле образуется в основном внутренним интегументом, так как обычно он длиннее наружного. Только у семян происходит смыкание обоих интегументов и наружный даже закрывает внутренний (*Muscari comosum*, некоторые виды *Scoliopus*, *Medeola*, *Iphigenia indica*, большинство видов *Lilioideae*) (рис. 4) (Sulbha, 1954; Berg, 1962b; Петрова, 1977).

Тип нуцеллуса

Кроме числа интегументов и других особенностей семяпочки, большое таксономическое значение имеет тип нуцеллуса, т. е. крассинуцеллятность или тенуинуцеллятность семяпочки. Крассинуцеллятные семяпочки, по распространенному определению П. Магешвари (1954), характеризуются хорошо развитой париетальной тканью, у тенуинуцеллятных материнская клетка мегаспор лежит непосредственно под эпидермой и париетальные клетки отсутствуют. Но есть и другое определение. Под тенуинуцеллятными K. Schnarf (1931) понимает семяпочки с небольшим, быстро разрушающимся нуцеллусом, а под крассинуцеллятными — с многоклеточным, долго сохраняющимся нуцеллусом. Такого же мнения придерживаются и некоторые другие исследователи (например, Björnstad, 1970). Мы разделяем вторую точку зрения.

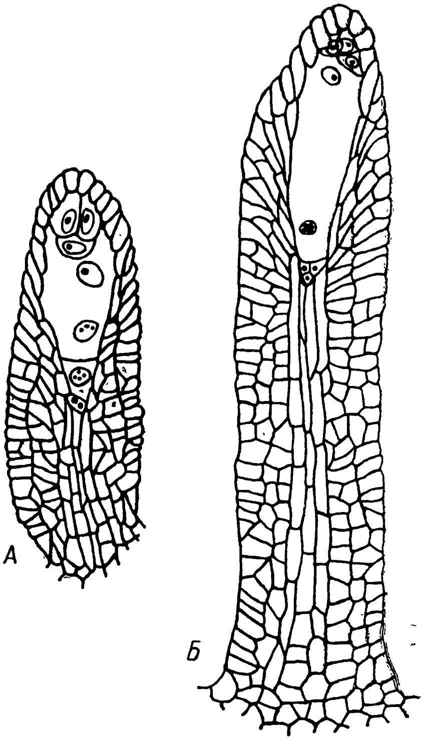


Рис. 5. Продольные срезы нуцеллусов зрелых семяпочек *Gagea lutea* (*А*) и *Tulipa fosteriana* (*Б*) (по: Петрова, 1977).

Крассинуцеллятные семяпочки давно рассматриваются как более примитивные среди покрытосемянных, чем тенуинуцеллятные (Sporne, 1969). По мнению К. Sporne, крассинуцеллятность коррелирует со следующими признаками: двумя интегументами, интегументальными пучками и семенами с ариллусами. Он считает, что семяпочки анцестрального типа были крассинуцеллятными и имели три оболочки (два интегумента и ариллус). Однако такая точка зрения является спорной и разделяется не всеми морфологами.

У большинства изученных родов лилейных семяпочки крассинуцеллятные, правда, в литературе не о всех родах *Liliaceae* существуют полные сведения. Тенуинуцеллятные семяпочки у лилейных встречаются значительно реже. Например, тенуинуцеллятность присуща представителям рода *Allium* (рис. 3) (Соколов, 1968а, б; Миркамилов, 1971), но, как указывалось, ряд исследователей выделяют *Allium* в особое сем. *Alliaceae* (Тахтаджян, 1966, и др.).

По имеющимся сведениям (Печеницын, 1965; Петрова, 1967, 1977; De Boer-De Jeu, 1978), тенуинуцеллятные семяпочки в основном характерны для представителей подсем. *Lilioideae* (рис. 2) — родов *Cardiocrinum*, *Lilium*, *Fritillaria*, *Tulipa*, *Erythronium*, *Gagea*, *Notholirion*, *Lloydia*, *Korolkowia*, *Rhinopetalum* и *Nomocharis*. У этих родов нуцеллус по занимаемой им площади и числу слоев очень различен. Так, например, у *Tulipa fosteriana* нуцеллус зрелой семяпочки на вершине однослойный, с боков двуслойный, а в основании 25-слойный. С развитием эндосперма число рядов клеток основания увеличивается до 50 (Петрова, 1977). Подобным образом организован нуцеллус и у других видов *Tulipa*.

Многослойное основание нуцеллуса можно видеть у *Gagea lutea*, у некоторых видов *Erythronium* (рис. 5), поэтому вряд ли можно во всех случаях семяпочки этих видов принимать за типично тенуинуцеллятные. Например, семяпочки типа *Tulipa fosteriana* с многослойным основанием нуцеллуса вернее было бы считать крассинуцеллятными или почти крассинуцеллятными, если исходить из определения Schnarf. Возраст семяпочки, который Г. Ф. Петрова (1977) считает важным фактором для степени развития нуцеллуса, при характеристике типа семяпочки не должен приниматься во внимание, так как его принято определять только в фазе зрелой, готовой к оплодотворению семяпочки. Учитывать все изменения, происходящие в тканях семяпочки до и после оплодотворения, несомненно необходимо, но не надо забывать при этом, что тип семяпочки после оплодотворения может измениться.

В литературе встречаются отдельные указания об атипической крассинуцеллятности семяпочек некоторых подсемейств лилейных. Такова семяпочка у представителей *Scoliopus bigelovii* (подсем. *Asparagoideae*). Апикальная часть нуцеллуса у этих семяпочек живет недолго. Ко времени оплодотворения только с боков и в апикальной части семяпочки наблюдаются остатки нуцеллуса, но зато имеется большое основание последнего. Париетальная ткань отсутствует (Berg, 1962b). Пожалуй, можно считать удачным термин Berg, применяемый для данного случая, — атипично крассинуцеллятная семяпочка.

М. Cave (1975), исследуя род *Stypandra* (подсем. *Asphodeloideae*), пишет об отсутствии париетальной клетки в формировании нуцеллуса, не называя при

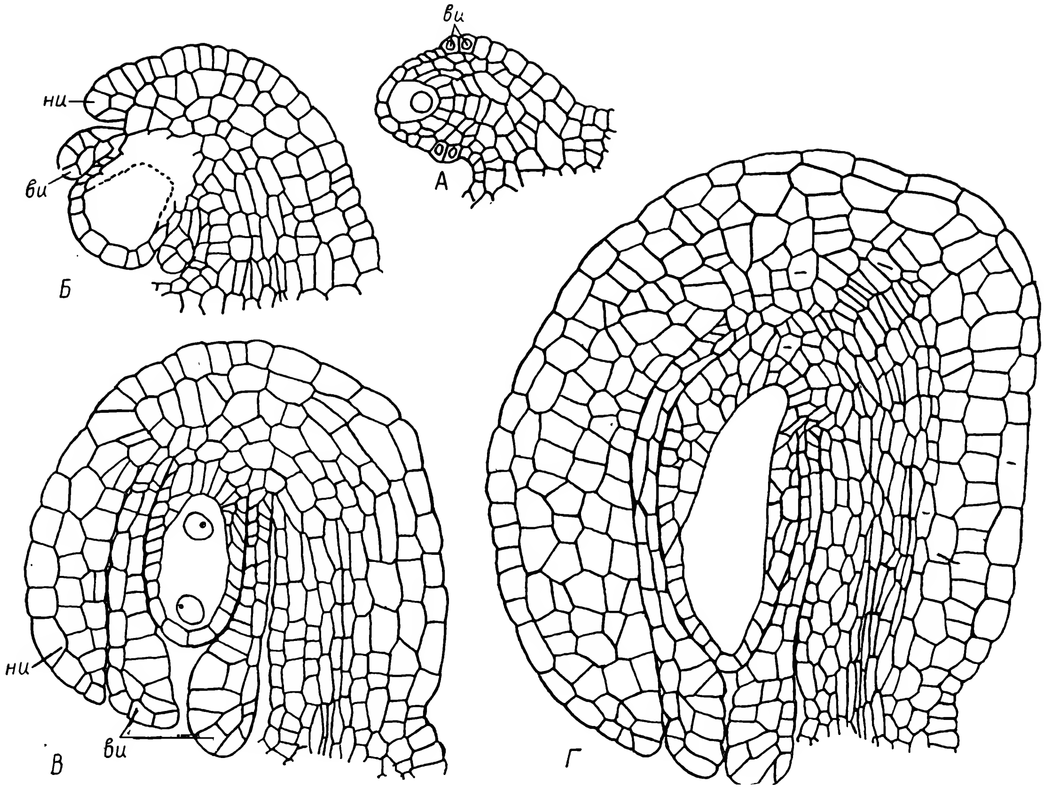


Рис. 6. Медианные срезы развивающейся семяпочки *Lilium tigrinum* в фазе инициации внутреннего интегумента (*А*), вскоре после заложения наружного интегумента (*Б*), на 2-ядерной стадии зародышевого мешка (*В*), на стадии оплодотворения (*Г*) (по: Bouman, 1974).

Обозначения те же, что на рис. 2.

этом семяпочку ни тенуинуцеллятной, ни крассинуцеллятной. Тенуинуцеллятной является семяпочка *Sansevieria zeylanica* — представителя такого рода, систематическое положение которого является спорным: Melchior (1964) относит его к сем. *Agavaceae*, N. Lakshmi (1979) — к сем. *Haemodoraceae*, Berg (1962b) — к сем. *Liliaceae*.

Ход развития семяпочки

Инициация и ход развития интегументов и нуцеллуса имеют большое значение в связи с морфологической интерпретацией семяпочки. Сходные интегументы могут образовываться за счет разных онтогенетических процессов и, значит, иметь совершенно различное происхождение. На это обращал внимание еще Warming (1876, цит. по: Bouman, 1971).

Развитие семяпочки, связанное с типом развития зародышевого мешка, с типом семяпочки, у каждого вида имеет свои особенности, но в целом в закономерностях развития семяпочки лилейных есть много общего. Для анатропных семяпочек типичным является ее развитие у рода *Lilium*. Изгиб семяпочки и заложение интегументов начинаются на разных этапах прохождения длительной стадии материнской клетки мегаспор, при этом археспориальная субэпидермальная клетка может, как у *Lilium*, не делясь, превращаться в материнскую клетку мегаспор (De Boer-De Jeu, 1978), или этому предшествует отделение париетальной клетки, как у *Polygonatum* или *Anthericum* (Strasburger, 1879; Björnstad, 1970). Закладывающаяся семяпочка *Lilium* имеет вид округлого, чуть удлиненного бугорка нуцеллуса. Сначала закладывается внутренний интегумент за счет антиклинальных делений клеток дерматогена. Затем из делящихся клеток образуется кольцеобразная зона вокруг нуцеллуса. Клетки этой зоны делятся уже периклинально.

Изгиб семяпочки — поворот на 70—80° — и рост внутреннего интегумента происходят за счет делений клеток с одной стороны бугорка (рис. 6). Наружный интегумент более асимметричен и закладывается, когда внутренний уже хорошо заметен (2 слоя) за счет переклинальных делений на изогнутой стороне молодой семяпочки (Bouman, 1971). При заметном наружном интегументе происходит поворот семяпочки примерно на 160°. После первого деления материнской клетки мегаспор интегументы расширяются и удлиняются за счет интеркалярного роста. На стадии 2-ядерного или 4-ядерного зародышевого мешка полностью завершается поворот семяпочки на 180°. Микропиле образуется внутренним интегументом, и к этому моменту его края почти смыкаются. Клетки наружного слоя наружного интегумента делятся антиклинально, в остальной части происходят периклинальные деления, вследствие этого идет и его утолщение. Окончательный вид семяпочка принимает за счет растяжения клеток и интеркалярного роста (Bouman, 1971).

Таков путь развития анатропной семяпочки у *Lilium* и с некоторыми отклонениями — у многих других лилейных. Так, например, полный поворот амфитропной семяпочки *Allium ursinum* завершается лишь к стадии 8-ядерного зародышевого мешка (Hasitschka-Jenschke, 1957), но у всех лилейных, как и у *Trillium ovatum* и *T. erectum* (Berg, 1962b), интегументы заканчивают полностью свое формирование лишь к стадии 8-ядерного зародышевого мешка к моменту оплодотворения. Эмбриология семейства лилейных очень сложна, и мы ее здесь не рассматриваем.

Таким образом, исходя из вышеизложенного, можно заключить, что семейство лилейных в отношении морфологии семяпочек весьма полиморфно; подсемейства заметно различаются по типам семяпочки, по типу нуцеллуса. Несомненно, что морфология семяпочек у лилейных еще недостаточно изучена: далеко не ясны в некоторых подсемействах тип семяпочки и положение ее в завязи, спорным остается в некоторых случаях вопрос о числе интегументов. В свете новых данных семейство лилейных, представляемое здесь по старой системе Энглера, теперь подразделяется на ряд самостоятельных семейств (Takhtajan, 1980). Собственно сем. *Liliaceae* объединяет лишь подсемейства *Lilioideae* и *Scilloideae*. Нам кажется, что наш обзор наглядно показывает искусственность построения старой системы лилейных.

ЛИТЕРАТУРА

Ван-Тигем Ф. (1901). Общая ботаника. М. — Гваладзе Г. Е. (1962). Развитие генеративных органов и эмбриогенез у некоторых видов рода *Allium*. Автореф. канд. дис. Тбилиси. — Глущенко Г. И. (1956). Цитоэмбриологические исследования *Allium cepa* L. Журн. общ. биол., 17, 1. — Имс А. (1964). Морфология цветковых растений. М., Мир. — Комар Г. А. (1978). Ариллусы и ариллусоподобные образования у некоторых *Liliales*. Бот. ж., 63, 7. — Комар Г. А. (1982). О типе семяпочки некоторых представителей подсемейства *Asphodeloideae* (*Liliaceae*). Бот. ж., 67, 6. — Магешвари П. (1954). Эмбриология покрытосеменных. М., ИЛ. — Миркамилов М. А. (1971). Цитоэмбриология видов рода *Allium* L. (секция *Molium* Don). Автореф. канд. дис. Ташкент. — Миркамилов М. А. (1975). Строение семяпочки у видов рода *Allium* L. (секция *Molium* Don). Узб. биол. ж., 1. — Модилевский Я. С. (1925). До вивчення поліембріонії у *Allium odorum*. Віс. Київ. бот. саду, 2. — Петрова Г. Ф. (1967). Изменение основных частей семяпочки при развитии семени у некоторых представителей *Lilioideae*. Бот. ж., 52, 8. — Петрова Г. Ф. (1977). Цитоэмбриология лилейных. Подсемейство *Lilioideae*. М., Наука. — Печеницын В. П. (1965). Морфология и эмбриология некоторых видов рода *Tulipa* L. Автореф. канд. дис. Ташкент. — Савченко М. И., Комар Г. А. (1965). Морфология семяпочек некоторых однодольных. В кн.: Морфология цветка и репродуктивный процесс у покрытосеменных. Л., Наука. — Соколов И. Д. (1968а). Развитие семяпочки у репчатого лука (*Allium cepa* L.). Изв. АН ТССР, сер. биол. наук, 4. — Соколов И. Д. (1968б). Цитоэмбриологическое исследование культурных видов лука (*Allium cepa* L., *A. porrum* L. и *A. fistulosum* L.). Автореф. канд. дис. Л. — Тахтаджян А. Л. (1966). Система и филогения цветковых растений. М.; Л., Наука. — Устинова Е. И. (1944). Сравнительно-эмбриологическое исследование нормальных и вивипарных видов лука (*Allium*). Бот. ж., 29, 5. — Ashraful Hague (1950). The embryo sac of *Erythronium americanum*. Bot. Gaz., 112, 1. — Berg R. Y. (1959). Seed dispersal, morphology and taxonomic position of *Scoliopus*, *Liliaceae*. Skr. Norske Vidensk.-Akad. Oslo, 1. Mat.-Nat. Kl., 4. — Berg R. Y. (1960). Ovary, ovule and endosperm of *Calochortus amabilis*. With remarks on the

taxonomic position of *Calochortus*. Nytt. Mag. Bot., 8. — Berg R. Y. (1962a). Morphology and taxonomie position of *Medeola*, *Liliaceae*. Skr. Norske Vidensk.-Akad. Oslo, I. Mat.-Nat. Kl., Ny Serie, 3. — Berg R. Y. (1962b). Contribution to the comparative embryology of the *Liliaceae*: *Scoliopus*, *Trillium*, *Paris* and *Medeola*. Skr. Norske Vidensk.-Akad. Oslo, I. Mat.-Nat. Kl., Ny Serie, 4. — Berg R. Y. (1978). Development of ovule, embryo sac, and endosperm in *Brodiaea* (*Liliales*). Norw. J. Bot., 25, 1. — Berg R. Y., Maze R. J. (1966). Contribution of the embryology of *Muilla*, with a remark on the taxonomic position of the genus. Madroño, 18, 5—8. — Björnstad I. N. (1970). Comparative embryology of *Asparagoideae—Polygonateae*, *Liliaceae*. Nytt. Mag. Bot., 17, 3—4. — Bouman F. (1971). The application of tegumentary studies to taxonomic and phylogenetic problems. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 84, 3/4. — Bouman F. (1974). Developmental studies of the ovule, integuments and seed in some Angiosperms. Naarden. — Buchner L. (1948). Vergleichende embryologische studien an *Scilloideae*. Öster. Bot. Zeit., 95, 1. — Cave M. S. (1975). Embryological studies in *Stypandra* (*Liliaceae*). Phytomorphology, 25, 1. — De Boer-De Jeu M. J. (1978). Megasporogenesis. A comparative study of the ultrastructural aspects of megasporogenesis in *Lilium*, *Allium* and *Impatiens*. Med. Landbouwhogesh. Wageningen, 16. — Dutt B. S. M., Rao P. (1975). Embryo sac development in *Scilla peruviana* L. Curr. Sci. (India), 44, 3. — Eunus A. M. (1952). Contributions of the embryology of *Liliaceae*. III. Embryogeny and development of the seed of *Asphodelus tenuifolius* Gav. Lloydia, 15, 3. — Geitler L. (1955). Riesenkerne im Endosperm von *Allium ursinum*. Öster. Bot. Zeit. 102, 4/5. — Guédès E. M. (1973). L'ovule de *Sansevieria trifasciata* Prain (Liliacées). Sa vascularisation et sa signification morphologique. C. R. Acad. Sci., 276, 6. — Hasitschka-Jenschke G. (1957). Die Entwicklung der Samenanlage von *Allium ursinum* mit besonderer Berücksichtigung der endopolyploiden Kerne in Synergiden und Antipoden. Öster. Bot. Zeit., 104, 12. — Huber H. (1969). Die Samenmerkmale und Verwandtschaftsverhältnisse der *Liliifloren*. Mitt. Bot. Staatsammlung., 8, 2. München. — Joshi A. C. (1937). Megasporogenesis in *Aloe vera* L. J. Ind. Bot. Soc., 16, 5. — Joshi A. C. (1940). Development of the embryo-sac of *Gagea fascicularis* Salisb. Bul. Torrey Bot. Club, 67. — Lakshmi N. (1979). A contribution to the embryology of *Sansevieria zeylanica* Willd. Curr. Sci., 48, 9. — Maheshwari P., Singh U. B. (1930). The development of the female gametophyte of *Asphodelus tenuifolius*. J. Ind. Bot. Soc., 9. — Mauritzon I. (1939). Contribution to the embryology of the orders *Rosales* and *Myrtales*. Lunds Univ. Arsskrift, 35, 2. — Melchior H. (1964). Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien, 2. — Murphy I. (1946). Megasporogenesis and development of the embryo-sac of *Allium cernuum*. Bot. Gaz., 108, 1. — Netolitzky F. (1926). Anatomie der Angiospermen—Samen, 10. Hand. Pflanzenanat., II, 2D. Berlin. — Palser B. F. (1975). The bases of Angiosperm phylogeny: embryology. An. Miss. Bot. Garden, 62, 3. — Philipson W. R. (1975). Evolutionary lines within the dicotyledons. New Zealand J. Bot., 13, 1. — Prosina M. (1930). Embryologische untersuchungen an *Eremurus spectabilis* M. B. var. *regeli*. Planta, 9. — Rao P. R. M., Kaur A. (1979). Embryology and systematic position of *Ophiopogon intermedius*. Proc. Ind. Nat. Sci. Acad., 45, 2. — Schnarf K. (1931). Vergleichende Embryologie der Angiospermen. Berlin. — Schnarf K., Wunderlich R. (1939). Zur vergleichenden Embryologie der *Liliaceae—Asphodeloideae*. Flora, 33. — Speta F. (1971). Beitrag zur Systematik von *Scilla* L. subgen. *Scilla* ((inklusive *Chionodoxa* Boiss.). Öster. Bot. Zeit., 119, 1. — Speta F. (1972). Entwicklungsgeschichte und Karyologie von Elaiosomen an Samen und Früchten. Nat. Jahrb. Stadt. Linz., 18. — Sporne K. R. (1969). The ovule as an indicator of evolutionary status in Angiosperms. New. Phytol., 68. — Sporne K. R. (1973). The mysterious origin of flowering plants. Read. Gen. and Evol., 14/1—16/16. — Stenar H. (1928a). Zur Embryologie der Asphodeline-gruppe. Ein Beitrag zur systematischen Stellung der Gattungen *Bulbine* und *Paradisea*. Svensk Bot. Tidskr., 22, 1—2. — Stenar H. (1928b). Zur Embryologie der *Veratrum* und Anthericum-gruppen. Bot. Not., 17, 9. — Sterling C. (1972). Comparative morphology of the carpel in the *Liliaceae*: *Neodregeae*. Bot. J. Lin. Soc., 65, 2. — Sterling C. (1973a). Comparative morphology of the carpel in the *Liliaceae*: *Colchiceae* (*Androcymbium*). Bot. J. Lin. Soc., 67, 2. — Sterling C. (1973b). Comparative morphology of the carpel in the *Liliaceae*: *Wurmbaeae*. Bot. J. Lin. Soc., 66, 1. — Sterling C. (1974a). Comparative morphology of the carpel in the *Liliaceae*: *Baeometra*, *Burchardia*, *Walleria*. Bot. J. Lin. Soc., 68, 2. — Sterling C. (1974b). Comparative morphology of the carpel in the *Liliaceae*: *Iphigenieae*. Bot. J. Lin. Soc., 68, 4. — Sterling C. (1975). Comparative morphology of the carpel in the *Liliaceae*: *Glorioseae*. Bot. J. Lin. Soc., 70, 4. — Sterling C. (1977). Comparative morphology of the carpel in the *Liliaceae*: *Uvularieae*. Bot. J. Lin. Soc., 74. 4. — Sterling C. (1978). Comparative morphology of the carpel in the *Liliaceae*: *Hewardieae*, *Petrosavieae* and *Tricyrteae*. Bot. J. Lin. Soc., 77, 2. — Sterling C. (1979). Comparative morphology of the carpel in the *Liliaceae*: *Tofieldieae*, Bot. J. Lin. Soc., 79, 4. — Strasburger E. (1879). Die Angiospermen und die Gymnospermen. Jena. — Sulbha (1954). The embryology of *Iphigenia indica* Kunth. Phytomorphology, 4, 1—2. — Sundara Rajan S. (1976). Micropyle formation in the ovule as an indicator of primitiveness in Angiosperms. Proc. Ind. Acad. Sci., 84, 4. — Takhtajan A. (1980). Outline of the classification of flowering plants (Magnoliophyta). Bot. Rev., 46, 3. — Utech F. H., Kawano S. (1976a). Biosystematic studies on *Maianthemum* (*Liliaceae—Polygonatae*). VIII. Floral anatomy of *M. dilatatum*, *M. bifolium* and *M. canadense*. Bot. Mag. Tokyo, 89, 1015. — Utech F. H., Kawano S. (1976b). Biosystematic studies on *Disporum* (*Liliaceae—Polygonatae*). III. Floral biology of *D. sessile* D. Don and *D. smilacinum* A. Gray. Jap. Bot. Mag., 89, 1015. — Warming E. (1913). Observation sur la valeur systématique de l'ovule. In: Mindeskrift Japetus Steenst. Köbenhavn. — Weber E. (1929). Die Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über die Gattung *Allium*.

Bot. Arch., 25. — Wunderlich R. (1937—1938). Zur vergleichenden Embryologie der *Liliaceae—Scilloideae.* Flora, 32 (Neue Folge).

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 30 XI 1981.

SUMMARY

The published evidence on the ovule morphology of the *Liliaceae* (according to the system of Engler) have been considered in the subfamilies. The problems of the ovule orientation in the ovary, the number of integuments, and their participation in the micropyle formation, the type of the ovule and nucellus, and questions connected with the ovule development, are discussed. The characters of the family have been proved to be greatly polymorphous as related to the ovule morphology.

УДК 539.22 : 581.454 : 582.6/.9

Ю. В. Гамалей, М. В. Пахомова

МЕЛКИЕ ЖИЛКИ ЛИСТА ДВУДОЛЬНЫХ.
II. ТАКСОНОМИЧЕСКОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ОСНОВНЫХ ТИПОВ

YU. V. GAMALEY, M. V. PAKHOMOVA. MINOR VEINS OF DICOTYLEDONOUS LEAF. II. TAXONOMICAL DISTRIBUTION OF THE MAIN TYPES

Показано, что типы мелких жилок листа, выделенные на основании структурных различий их паренхимных клеток, связаны с систематическим положением растений. Два противоположных по структуре типа мелких жилок (I и III) чаще встречаются среди групп растений, расположенных в верхней части системы цветковых растений, промежуточный тип (II) более распространен среди таксонов, расположенных ближе к основанию системы. Распределение двудольных по типам мелких жилок листа оказалось возможным связать с их распределением по жизненным формам, по морфологии листа, по типу пластид ситовидных элементов. Обсуждены перспективы развития таксономических исследований мелких жилок и проблемы интерпретации получаемых данных.

В предыдущей работе (Гамалей, Пахомова, 1983), описывая структуру мелких жилок листа у представителей разных таксономических групп двудольных, мы выделили три типа мелких жилок, различающихся расположением проводящих и паренхимных клеток на поперечном срезе и структурой паренхимных клеток (рис. 1). Цель настоящей статьи — проанализировать особенности распределения этих типов среди двудольных.

При определении типа жилок у конкретных растений в большинстве случаев мы пользовались данными, полученными в ходе собственных наблюдений. Для некоторых растений в литературе имеется настолько подробное описание структуры мелких жилок, что достаточно точное определение типа жилок у них (в соответствии с предложенной нами типологией) не вызывало затруднений. Один из типов (III по нашей типологии — рис. 1, *III*) детально изучен B. Gunning и соавторами (Pate, Gunning, 1969, 1972; Watson et al., 1977), в том числе ими исследован и вопрос о распространенности этого типа мелких жилок среди двудольных. Наличие таких данных давало возможность дополнить наши материалы сведениями по ряду новых видов и проверить их правильность по тем видам, которые были одними и теми же в наших исследованиях и исследованиях B. Gunning и соавторов.

Материал и методы

С помощью методов световой и электронной микроскопии изучена структура мелких жилок у 120 видов двудольных, относящихся к 50 семействам. Описание методов, использованных в работе, приведено в предыдущем сообщении (Гамалей, Пахомова, 1983). Полученные данные сведены в табл. 1, показывающую распределение типов мелких жилок по видам, родам, семействам и порядкам двудольных. Если структуру мелких жилок мы анализировали по снимкам, опубликованным в литературе, в таблице приведены ссылки на соответствующие работы. Таксономическое деление двудольных дано по системе А. Л. Тахтаджяна (Takhtajan, 1980).

Графическая схема распределения изученных двудольных по типам мелких жилок (рис. 2) построена на основании количественной оценки двух взаимосвязанных признаков: структуры клеточной поверхности и структуры пластид-

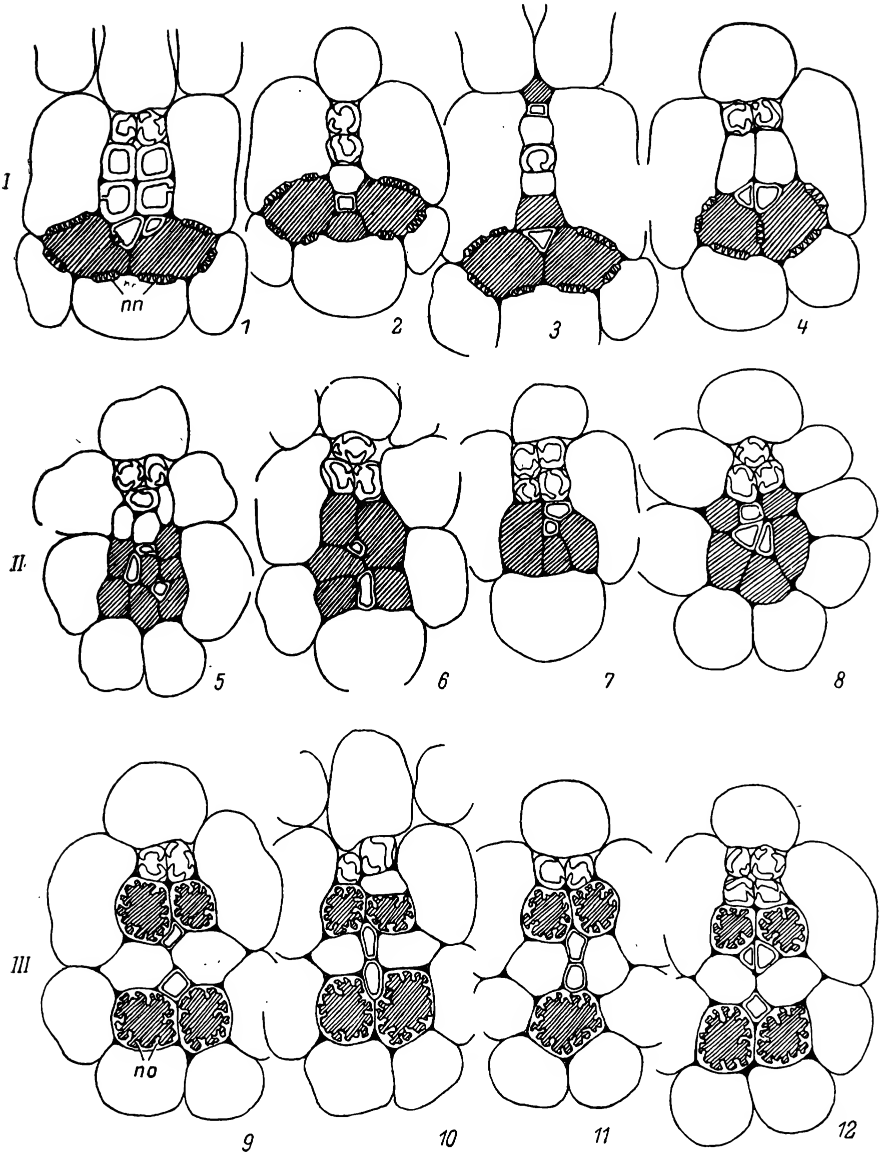


Рис. 1. Типы мелких жилок, выделяемые по структуре и расположению паренхимных клеток (Гамалей, Пахомова, 1983).

I тип — жилки с обширными плазмодесменными полями в паренхимных клетках (*1* — *Fraxinus excelsior*, *2* — *Lycopus europaeus*, *3* — *Cucurbita pepo*, *4* — *Vitis vinifera*); *II* тип — жилки без плазмодесменных полей и протуберанцев оболочки в паренхимных клетках (*5* — *Beta vulgaris*, *6* — *Scopolia stramonifolia*, *7* — *Plantago major*, *8* — *Ricinus communis*); *III* тип — жилки с протуберанцами оболочки в паренхимных клетках (*9* — *Senecio vulgaris*, *10* — *Inula helenium*, *11* — *Mimosa pudica*, *12* — *Lathyrus pratensis*). Паренхимные клетки флоэмы заштрихованы; *пп* — плазмодесменные поля, *по* — протуберанцы оболочки.

ного аппарата паренхимных клеток. Структура клеточной поверхности оценивалась по количеству плазмодесм или протуберанцев (в трехбалльной системе), структура пластид — по среднему числу тилакоидов в гранах, коррелирующему с содержанием хлорофилла в пластидах. Результаты измерения этих показателей подвергались статистической обработке.

Результаты и обсуждение

Таксономическое распределение. На основании собранных нами данных (табл. 1) можно предполагать, что тип мелких жилок определенным образом связан с систематическим положением растений, но связь эта достаточно сложная. При ознакомлении с данными таблицы складывается впе-

ТАБЛИЦА 1

Типы мелких жилок листа у изученных видов двудольных

№ порядка по Takhtajan (1980)	№ вида (на рис. 2)	Порядок, семейство, вид	Тип мелких жилок	Источники (в тех случаях, когда анализировался литературный материал)
1		*Magnoliales*		
		Magnoliaceae		
	1	*Liriodendron tulipifera* L.	I	
	2	*Magnolia coco* (Lour.) DC.	I	
2		*Illiciales*		
		Schizandraceae		
	1	*Schizandra chinensis* (Turcz.) Baill.	I	
4		*Piperales*		
		Piperaceae		
	1	*Piper lacunosum* N. B.	II	
	2	*Piperomia glabella* A. Dietr.	II	
5		*Aristolochiales*		
		Aristolochiaceae		
	1	*Aristolochia macrophylla* Lam.	II	
7		*Nymphaeales*		
		Nymphaeaceae		
	1	*Nymphaea lotus* L.	II	
8		*Nelumbonales*		
		Nelumbonaceae		
	1	*Nelumbo nucifera* Gaertn.	II	
9		*Ranunculales*		
		Berberidaceae		
	1	*Mahonia aquifolium* (Pursh) Nutt.	I	
		Ranunculaceae		
	2	*Batrachium langei* F. Schultz	II	
	3	*Halerpestes ruthenica* (Jacq.) Ovcz.	II	
	4	*Ranunculus acris* L.	II	
10		*Papaverales*		
		Papaveraceae		
	1	*Papaver orientale* L.	I	
16		*Hamamelidales*		
		Platanaceae		
	1	*Platanus orientalis* L.	I	
18		*Urticales*		
		Ulmaceae		
	1	*Ulmus laevis* Pall.	I	
		Moraceae		
	2	*Morus nigra* L.	I	
		Urticaceae		
	3	*Urtica dioica* L.	II	
21		*Fagales*		
		Betulaceae		
	1	*Betula pubescens* Ehrh.	I	

ТАБЛ. 1 (*продолжение*)

№ порядка по Takhtajan (1980)	№ вида (на рис. 2)	Порядок, семейство, вид	Тип мелких жилок	Источники (в тех случаях, когда анализировался литературный материал)
25		*Juglandales*		
		Juglandaceae		
	1	*Carya cordiformis* C. Koch	I	
26		*Caryophyllales*		
		Aizoaceae		
	1	*Tetragonia expansa* Muray	II	
		Portulacaceae	II	
	2	*Portulaca* sp.		
		Chenopodiaceae	II	
	3	*Atriplex sibirica* L.	II	
	4	*Bassia hyssopifolia* (Pall.) O. Kuntze	II	
	5	*Beta vulgaris* L.	II	
	6	*Salsola collina* Pall.	II	
	7	*Kalidium foliatum* (Pall.) Moq.	II	
	8	*Micropeplis arachnoidea* (Moq.) Bunge		
	9	*Suaeda corniculata* (C. A. Mey.) Bunge	II	
28		*Plumbaginales*		
		Plumbaginaceae		
	1	*Armeria* sp.	III	Pate, Gunning (1969)
	2	*Plumbago capensis* Thunb.	III	Материал А. А. Степановой
30		*Paeoniales*		
		Paeoniaceae		
	1	*Paeonia tenuifolia* L.	II	
32		*Violales*		
		Passifloraceae		
	1	*Passiflora coerulea* L.	II	
		Cistaceae		
	2	*Helianthemum* sp.	III	Pate, Gunning (1969)
		Cucurbitaceae		
	3	*Cucumis sativum* L.	I	Васильев (1978)
	4	*Cucurbita pepo* L.	I	
34		*Capparales*		
		Brassicaceae		
	1	*Barbarea vulgaris* R. Br.	II	
	2	*Cardamine pratensis* L.	II	Материал Е. А. Мирославова
	3	*Thlaspi arvense* L.	II	Hoefert (1980)
36		*Salicales*		
		Salicaceae		
	1	*Populus tremula* L.	I	Материал А. Е. Васильева
	2	*Salix babylonica* L.	I	
37		*Ericales*		
		Ericaceae		
	1	*Arbutus andrachne* L.	I	
39		*Primulales*		
		Primulaceae		
	1	*Trientalis europaea* L.	II	

ТАБЛ. 1 (*продолжение*)

№ порядка по Takhtajan (1980)	№ вида (на рис. 2)	Порядок, семейство, вид	Тип мелких жилок	Источники (в тех случаях, когда анализировался литературный материал)
40		*Malvales*		
		Tiliaceae		
	1	*Tilia cordata* Mill.	I	
	2	*Entelea arborescens* R. Br.	I	
		Malvaceae		
	3	*Gossipium hirsutum* L.	I	Esau (1978)
	4	*Hibiscus tiliaceus* L.	I	
41		*Euphorbiales*		
		Euphorbiaceae		
	1	*Euphorbia palustris* L.	II	
	2	*Ricinus communis* L.	II	
44		*Rosales*		
		Rosaceae		
	1	*Prunus cerasifera* Ehrh.	II	
	2	*Rhaphiolepis umbellata* (Thunb.) Makino	II	
	3	*Rhodotypos scandens* (Thunb.) Makino	II	
45		*Fabales*		
		Fabaceae		
	1	*Astragalus grubovii* Sanczir	III	
	2	*Caragana arborescens* Lam.	III	
	3	*Genista sagittalis* L.	III	Pate, Gunning (1969)
	4	*Gleditsia triacanthos* L.	II	
	5	*Lathyrus pratensis* L.	III	
	6	*Lupinus* sp.	III	Gunning, Pate (1969)
	7	*Mimosa pudica* L.	III	
	8	*Phaseolus vulgaris* L.	III	Gunning, Pate (1969)
	9	*Pisum arvense* L.	III	То же
	10	*Sophora alopecuroides* L.	III	
	11	*Sphaerophyza salsula* (Pall.) DC.	III	
	12	*Trifolium repens* L.	III	
49		*Myrtales*		
		Onagraceae		
	1	*Chamerion angustifolium* (L.) Holub	I	
50		*Rutales*		
		Zygophyllaceae		
	1	*Zygophyllum xanthoxylon* (Bunge) Maxim.	II	
51		*Sapindales*		
		Aceraceae		
	1	*Acer pseudoplatanus* L.	I	
52		*Geraniales*		
		Balsaminaceae		
	1	*Impatiens balsamina* L.	III	Pate, Gunning (1969)
54		*Cornales*		
		Davidiaceae		
	1	*Davidia vilmoriniana* Dode	I	

ТАБЛ. 1 (*продолжение*)

№ порядка по Takhtajan (1980)	№ вида (на рис. 2)	Порядок, семейство, вид	Тип мелких жилок	Источники (в тех случаях, когда анализировался литературный материал)
55		*Araliales*		
		Apiaceae		
	1	*Aegopodium podagraria* L.	II	
	2	*Anthriscus sylvestris* (L.) Hoffm.	II	
56		*Celastrales*		
		Aquifoliaceae		
	1	*Ilex aquifolium* L.	I	
59		*Rhamnales*		
		Vitaceae		
	1	*Vitis vinifera* L.	I	
62		*Gentianales*		
		Rubiaceae		
	1	*Galium aparine* L.	III	Pate, Gunning (1969)
	2	*Sherardia arvensis* L.	III	То же
		Apocynaceae		
	3	*Nerium oleander* L.	I	
	4	*Vinca minor* L.	I	
63		*Oleales*		
		Oleaceae		
	1	*Fraxinus excelsior* L.	I	
	2	*F. ornus* L.	I	
	3	*Ligustrum japonicum* Thunb.	I	
	4	*L. vulgare* L.	I	
	5	*Osmanthus fortunei* Carr.	I	
	6	*Phillyrea media* L.	I	
	7	*Syringa vulgaris* L.	I	
66		*Polemoniales*		
		Convolvulaceae		
	1	*Convolvulus arvensis* L.	II	
		Boraginaceae		
	2	*Lithospermum* sp.	III	Pate, Gunning (1969)
	3	*Symphytum officinale* L.	III	
67		*Lamiales*		
		Lamiaceae		
	1	*Dracocephalum thymiflorum* L.	I	
	2	*Galeopsis tetrahit* L.	I	
	3	*Glechoma hederacea* L.	I	
	4	*Leonurus glaucescens* Bunge	I	
	5	*Lycopus europaeus* L.	I	
	6	*Perilla ocymoides* L.	I	Материал Т. К. Кашиной
	7	*Prunella vulgaris* L.	I	
	8	*Stachys palustris* L.	I	
68		*Scrophulariales*		
		Solanaceae		
	1	*Cestrum aurantiacum* Lindl.	III	
	2	*Lycium ruthenicum* Murr.	III	
	3	*Nicotiana tabacum* L.	II	
	4	*Physalis peruviana* L.	II	
	5	*Scopolia stramonifolia* (Wall.) Sem.	II	
	6	*Solanum caniarense* Juz. et Buc.	II	

№ порядка по Takhtajan (1980)	№ вида (на рис. 2)	Порядок, семейство, вид	Тип мелких жилок	Источники (в тех случаях, когда анализировался литературный материал)
	7	*Solanum dulcamara* L.	II	
	8	*S. tuberosum* L.	II	
		Bignoniaceae		
	9	*Paulownia tomentosa* (Thunb.) Steud.	I	
		Plantaginaceae		
	10	*Plantago arborescens* Poir.	III	
	11	*P. lagopus* L.	III	Pate, Gunning (1969)
	12	*P. major* L.	II	
	13	*P. psyllium* L.	III	Pate, Gunning (1969)
	14	*P. spathulata* Hook.	II	
69		*Campanulales*		
		Campanulaceae		
	1	*Azorina vidalii* Feer	II	
	2	*Campanula kemularia* Fomin	II	
	3	*C. patula* L.	II	
	4	*Musschia aurea* Dum.	I	
71		*Asterales*		
		Asteraceae		
	1	*Anacyclus pyrethrum* DC.	III	Pate, Gunning (1969)
	2	*Chrysanthemum frutescens* L.	III	
	3	*Eupatorium ligustrinum* DC.	III	
	4	*Hieracium floribundum* Wimm. et Crab.	III	Peterson, Jeung (1975)
	5	*Inula helenium* L.	III	
	6	*Osteospermum* sp.	III	Pate, Gunning (1969)
	7	*Pulicaria vulgaris* Gaertn.	III	То же
	8	*Senecio vulgaris* L.	III	
	9	*Tagetes patula* L.	III	Evert (1980)

чатление, что многим порядкам свойствен определенный тип жилок. Тем не менее для заключения о специфичности этого признака для таксонов такого ранга собранного материала недостаточно. Разнообразие типов жилок, наблюдаемое в порядках *Ranunculales*, *Violales*, *Polemoniales*, *Scrophulariales*, *Campanulales*, не является аргументом и против такого заключения, поскольку при большем объеме материала для них, вероятно, окажется возможным выделить основной, более часто встречающийся тип жилок.

В семействах тенденция к определенному типу жилок выражена как будто более отчетливо, чем в порядках, и это позволило составить для каждого типа жилок список семейств, в которых он распространен (табл. 2), однако для целого ряда семейств (*Campanulaceae*, *Fabaceae*, *Plantaginaceae*, *Solanaceae*) этот признак тоже оказался неспецифичным. К такому же выводу пришли J. Pate и B. Gunning (1969), изучая таксономическое распределение мелких жилок III типа. Они опубликовали список из 22 семейств двудольных, в которых встречались клетки с протуберанцами оболочки, но лишь в нескольких из них (*Asteraceae*, *Geraniaceae*, *Plumbaginaceae*, *Valerianaceae*) этот тип жилок был свойствен всем изученным видам. Для выяснения связи данного признака с систематическим положением растений внутри семейства объектом детальных исследований было выбрано сем. *Fabaceae* (Watson et al., 1977). Оказалось, что распределение типов мелких жилок в подсем. *Papilionoideae* четко связано с его делением на трибы по Hutchinson (1964). Авторы нашли возможным заключить, что структура мелких жилок, особенно структура их паренхимных клеток, отражает функциональные особенности проводящей системы у разных видов *Fabaceae*, т. е. связана с более фундаментальными таксономическими различиями. По их мнению, данные о структуре паренхимных клеток мелких жилок несут новую информацию, которую перспективно использовать для систематики *Fabaceae*. В других семействах, отличающихся разнообразием типов мелких жилок, распределение видов по этому признаку не исследовалось детально, но результаты таких исследований тоже, вероятно, могли бы дать интересный материал.

Наши данные о встречаемости жилок III типа (табл. 2) не имеют принципиальных расхождений с ранее опубликованными данными Pate и Gunning (1969). Предмет дискуссии может составить лишь сем. *Solanaceae*, которое не упоминалось в списке этих авторов, но и по нашим данным, жилки III типа в целом не характерны для представителей этого семейства; структура жилок, наблюдаемая у *Cestrum* и *Lycium* (табл. 1), скорее должна интерпретироваться как отклонение от нормы. Наши материалы о распределении жилок I и II типов среди семейств двудольных (табл. 2) можно проверить, только сопоставив с литературными данными по отдельным видам (*Beta* — Esau, 1967; *Tetragonia* — Esau, Hoefert, 1971; *Cucurbita* — Turgeon et al., 1975; *Syringa* — Evert, 1980). Заметных расхождений в оценке структуры мелких жилок между нами и авторами этих работ нет.

ТАБЛИЦА 2

Распространение типов мелких жилок листа среди изученных двудольных

I тип			II тип			III тип *		
семейство	число изученных видов	число позитивных видов	семейство	число изученных видов	число позитивных видов	семейство	число изученных видов	число позитивных видов
Aceraceae	1	1	*Aizoaceae*	1	1	*Asteraceae*	9	9
Apocynaceae	2	2	*Apiaceae*	2	2	*Balsaminaceae*	1	1
Aquifoliaceae	1	1	*Aristolochiaceae*	1	1	*Boraginaceae*	2	2
Berberidaceae	1	1	*Brassicaceae*	3	3	*Cistaceae*	1	1
Betulaceae	1	1	*Campanulaceae*	4	3	*Fabaceae*	12	11
Bignoniaceae	1	1	*Chenopodiaceae*	7	7	*Plantaginaceae*	5	3
Campanulaceae	4	1	*Convolvulaceae*	1	1	*Plumbaginaceae*	2	2
Cucurbitaceae	2	2	*Euphorbiaceae*	2	2	*Rubiaceae*	2	2
Davidiaceae	1	1	*Fabaceae*	12	1	*Solanaceae*	8	2
Ericaceae	1	1	*Nelumbonaceae*	1	1			
Juglandaceae	1	1	*Nymphaeaceae*	1	1			
Lamiaceae	8	8	*Paeoniaceae*	1	1			
Magnoliaceae	2	2	*Passifloraceae*	1	1			
Malvaceae	2	2	*Piperaceae*	2	2			
Moraceae	1	1	*Plantaginaceae*	5	2			
Oleaceae	7	7	*Portulacaceae*	1	1			
Onagraceae	1	1	*Primulaceae*	1	1			
Papaveraceae	1	1	*Ranunculaceae*	3	3			
Platanaceae	1	1	*Rosaceae*	3	3			
Salicaceae	2	2	*Solanaceae*	8	6			
Schizandraceae	1	1	*Urticaceae*	1	1			
Tiliaceae	2	2	*Zygophyllaceae*	1	1			
Ulmaceae	1	1						
Vitaceae	1	1						

* По данным Pate, Gunning (1969), к этой группе растений относятся представители 22 семейств двудольных.

Еще больше оснований было бы ожидать, что тип жилок стабилен в пределах рода. Позитивный в этом отношении результат получен нами для родов *Fraxinus* и *Solanum* (табл. 1), однако и такой вывод, по-видимому, оказался бы не всегда справедлив. Например, в роде *Plantago* (наши и литературные данные) часть видов имеет жилки II типа, часть — III.

Хорошее представление о закономерностях таксономического распределения типов мелких жилок дает график, построенный на основании данных количественных измерений двух признаков — структуры оболочки и структуры пластид паренхимных клеток (рис. 2). Взаимосвязанность этих признаков была установлена путем визуальных наблюдений структуры паренхимных клеток в жилках разных типов (Гамалей, Пахомова, 1983). Данные количественных измерений подтвердили высокую степень их корреляции. Характер распределения видов на графике свидетельствует о том, что I и III типы жилок являются диаметрально противоположными, а II занимает промежуточное положение. Границы между типами условны: переход от плазмодесменных полей к протуберанцам и от лейкопластов к хлоропластам происходит постепенно через большое число промежуточных форм.

Большинство порядков и семейств занимают на этом графике достаточно четкое положение. Не исключено, что для некоторых таксономических групп оно может быть уточнено или, наоборот, может стать менее определенным при увеличении числа изученных видов, но в целом связь типов жилок с таксономическим делением двудольных не вызывает сомнений. Крайние I и III типы чаще встречаются среди таксонов, стоящих в верхней части системы цветковых растений; II тип, по-видимому менее специализированный, более распространен среди таксонов, стоящих ближе к основанию системы. Такой представляется самая общая тенденция распределения типов жилок среди двудольных. Существование ее позволяет заниматься таксономическим прогнозированием типов жилок, хотя и не всегда удачно. Например, положение семейств *Solanaceae*, *Campanulaceae* и некоторых других на графике (рис. 2) плохо согласуется с такими представлениями. Уточнение данных по этим группам растений требует увеличения числа объектов и объема исследований по каждому из них.

Распределение по жизненным формам. Не найдя возможным полностью связать особенности организации мелких жилок у ряда растений с их систематическим положением, Pate и Gunning (1969) обратили внимание на зависимость этого признака от жизненной формы растения. Они обнаружили, что клетки-спутники, свойственные жилкам III типа (передаточные клетки), встречаются главным образом среди растений с травянистым габитусом. Развивая это наблюдение на материале видов *Papilionoideae* (Watson et al., 1977), они показали, что из 55 изученных травянистых видов, относящихся к этому подсемейству, 48 (87%) имели передаточные клетки, а из 42 древесных у 35 (83%) их не оказалось. Данные явно указывали на наличие связи жилок III типа с травянистым габитусом. На нашем материале мы убедились, что связь с жизненной формой прослеживается во всех трех группах растений, различающихся по типу жилок. Жилки I типа ассоциируются с древесным габитусом (в этой группе 70% древесных растений); жилки II и III типов чаще встречаются у растений с травянистым габитусом (на их долю приходится соответственно 74 и 77% растений в этих группах).

Цифры свидетельствуют о довольно устойчивой корреляции между типом жилок и жизненной формой растения. Обнаружив эту связь, мы стали преднамеренно выбирать объекты в пределах семейств таким образом, чтобы охватить представителей разных жизненных форм. Оказалось, что при таком подборе объектов семейства, как правило, занимают больший диапазон на графике (рис. 2), причем в этом диапазоне древесные виды тяготеют к нижней части графика (ближе к I типу), а травянистые — к верхней (ближе к III типу). Это отчетливо видно на примере семейств *Fabaceae*, *Solanaceae*, *Campanulaceae*, *Asteraceae*. На представителей некоторых семейств эта закономерность, правда, как будто не распространяется. Например, выяснилось, что I тип жилок очень характерен для травянистых растений из семейств *Cucurbitaceae* и *Lamiaceae*, а III свойствен некоторым древесным растениям из сем. *Fabaceae*. Однако такие исключения были довольно редкими. Во многих случаях прогнозирование типа жилок по жизненной форме растения оказывалось успешным.

Связь с другими признаками. Поскольку в основу типологии мелких жилок были положены особенности ультраструктуры их клеток, распределение двудольных по типам жилок целесообразно сопоставить прежде всего с их распределением по другим ультраструктурным признакам проводящей системы, в частности с известным распределением по типу пластид ситовидных элементов (Behnke, 1977). Сравнивая наши данные и данные H.-D. Behnke,

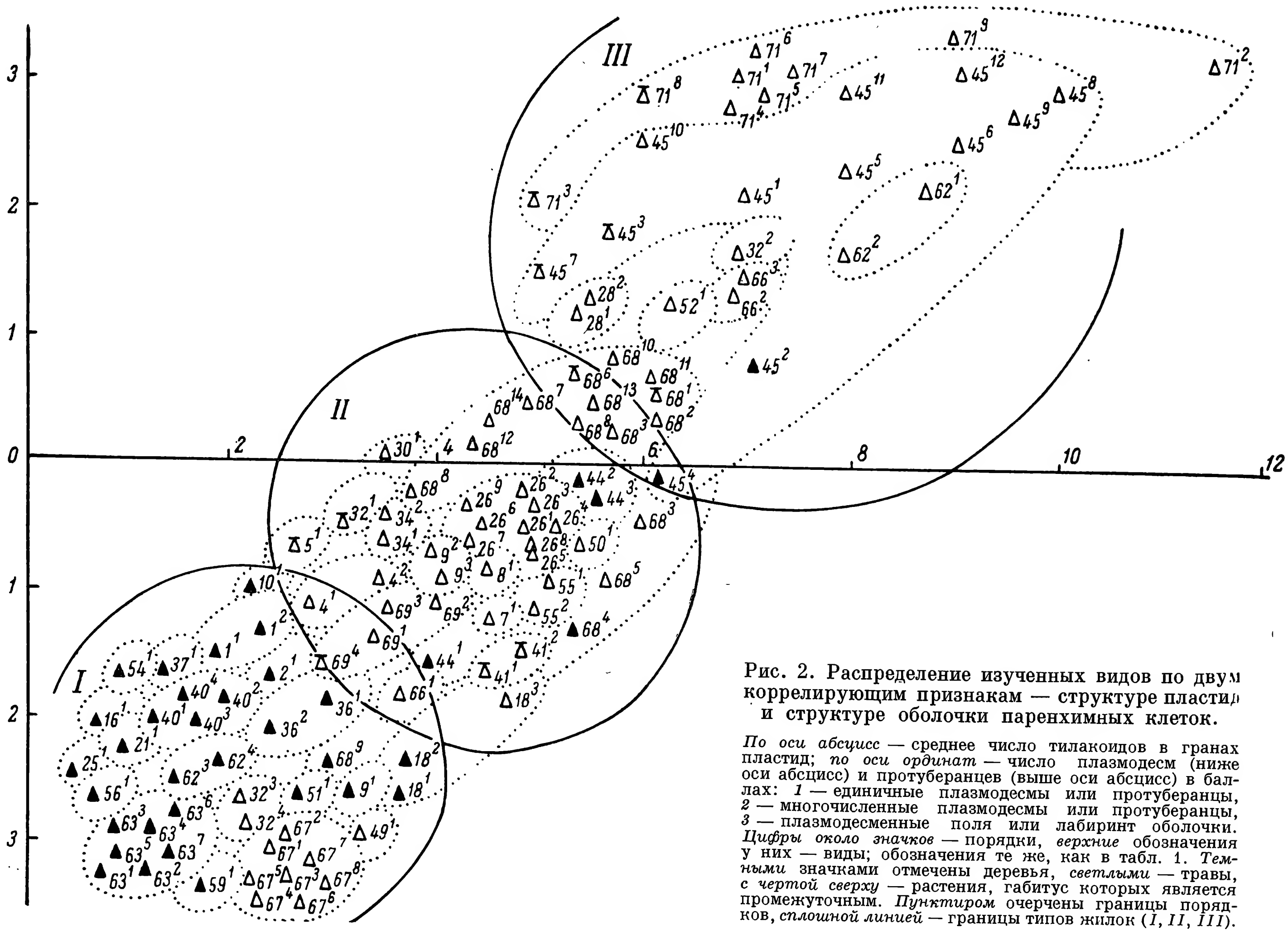


Рис. 2. Распределение изученных видов по двум коррелирующим признакам — структуре пластид и структуре оболочки паренхимных клеток.

По оси абсцисс — среднее число тилакоидов в гранах пластид; *по оси ординат* — число плазмодесм (ниже оси абсцисс) и протуберанцев (выше оси абсцисс) в баллах: *1* — единичные плазмодесмы или протуберанцы, *2* — многочисленные плазмодесмы или протуберанцы, *3* — плазмодесменные поля или лабиринт оболочки. *Цифры около значков* — порядки, *верхние* обозначения у них — виды; обозначения те же, как в табл. 1. *Темными* значками отмечены деревья, *светлыми* — травы, *с чертой сверху* — растения, габитус которых является промежуточным. *Пунктиром* очерчены границы порядков, *сплошной линией* — границы типов жилок (*I*, *II*, *III*).

мы обнаружили, что растениям, имеющим белковые пластиды в ситовидных элементах, более свойственны жилки II типа, а растениям, имеющим крахмальные пластиды, — жилки I и III типов. Совпадение перечней семейств, приводимых в табл. 2 и таблицах Behnke (1977), неполное, но достаточное для того, чтобы констатировать наличие косвенной связи между типом пластид ситовидных элементов и типом мелких жилок листа. Кажется логичным предполагать, что и тот, и другой признаки являются отражением более общих функциональных особенностей проводящей системы, связанных с определенной эффективностью транспорта веществ по ней у разных групп растений. Интерпретируя результаты своих таксономических исследований, Behnke предположил, что филогенетическое развитие пластид ситовидных элементов шло в направлении постепенной утраты ими запасающих функций, поэтому в данном типе клеток белковые пластиды должны рассматриваться как примитивный признак. Группы растений, имеющих белковые пластиды в ситовидных элементах, действительно лежат преимущественно у основания системы цветковых растений. Наш предварительный вывод относительно филогенетической подвинутости и распространения среди двудольных жилок II типа такой же.

Перспективны попытки связать тип жилок с анатомией листа. Установление таких связей позволило бы проводить определение типов мелких жилок, не прибегая к трудоемким электронно-микроскопическим исследованиям. Согласованность ультраструктуры паренхимных клеток с гистологической организацией пучков уже показана нами в статье I (Гамалей, Пахомова, 1983). Далее закономерен вопрос о соотношении структуры мелких жилок со структурой хлоренхимы, особенно клеток, окружающих пучки. Наши исследования показали, что растения, формирующие специализированные хлоренхимные обкладки вокруг пучков (виды семейств *Aizoaceae*, *Chenopodiaceae*, *Euphorbiaceae*, *Portulacaceae*, *Zygophyllaceae*), имеют мелкие жилки II типа (табл. 2). Этот тип жилок характеризуется наименее специализированными паренхимными клетками, следовательно, наличие специализированных хлоренхимных обкладок сочетается со снижением специализации паренхимных клеток пучков. По-видимому, не только фотосинтез, но и процесс загрузки флоэмы ассимилятами в листе этих растений может быть организован на основе функционального кооперирования клеток разных типов. Об этом свидетельствует и сравнительно большое число плазмодесм в клетках обкладки. У растений, относящихся к первой и третьей группам (табл. 2), проводящие пучки, как правило, не имеют обкладок (у представителей первой группы встречаются склеренхимные обкладки пучков, но преимущественно в крупных жилках, в окончаниях — очень редко). Таким образом, на материале изученных нами растений есть основания считать, что структура мелких жилок согласована со структурой окружающей хлоренхимы: если обкладка есть, поглощение ассимилятов пучками может обеспечиваться за счет активности паренхимных клеток обкладки и пучка; если обкладки нет, эту функцию выполняют только паренхимные клетки пучка, которые в этом случае оказываются более специализированными.

Интересные данные приводят L. Watson и соавторы (Watson et al., 1977) относительно связи структуры паренхимных клеток мелких жилок с морфологией листа и другими макроскопическими признаками: деление представителей *Papilionoideae* по признаку наличия или отсутствия протуберанцев оболочки в клетках мелких жилок совпадает с их делением по географическому распространению, жизненным формам, филлотаксису, морфологии листа, типу проводящей системы (табл. 3). Это означает, что тип структуры мелких жилок может быть связан с признаками нескольких структурных уровней и, следовательно, есть основания отнести его к числу устойчивых (фундаментальных) признаков.

Эволюционный аспект. Выше уже было отмечено, что жилки II типа более свойственны таксонам, расположенным у основания системы цветковых растений; I и III типы доминируют в верхней части системы. Естественно в связи с этим предполагать, что исходным был II тип (судя по положению первых пяти порядков двудольных на рис. 2, более точно — тип жилок, промежуточный между I и II) и специализация паренхимных клеток пучков как секреторных клеток, обеспечивающих направленный энергозависимый перенос ассимилятов из хлоренхимы в ситовидные элементы, шла в двух про-

ТАБЛИЦА 3

Признаки, связанные с типом мелких жилок листа *
(данные для видов *Papilionoideae* — Watson et al., 1977)

Признак	Паренхимные клетки мелких жилок не имеют протуберанцы оболочки II тип	Паренхимные клетки мелких жилок имеют протуберанцы оболочки III тип
Географическое распространение	Тропики, субтропики	Умеренный пояс
Жизненная форма	Деревья, кустарники	Травы, кустарники
Филлотаксис	Спиральный	Двурядный
Морфология листа		
прилистники	Есть	Редко
листовые подушечки	Есть	Нет
Проводящая система	Открытая	Закрытая

* Тип мелких жилок по нашей классификации (Гамалей, Пахомова, 1983)

тивоположных направлениях. В одном случае это привело к формированию паренхимных клеток с мощными плазмодесменными полями и к интенсификации симпластического транспорта сахаров (I тип), в другом — к увеличению поверхности паренхимных клеток вследствие развития протуберанцев оболочки и повышению интенсивности поглощения сахаров из апопласта (III тип). Сравнение этих двух механизмов паренхимного транспорта сахаров с целью выяснения большей подвинутости или функциональной эффективности одного из них не позволяет прийти к определенному заключению. Увеличение клеточной поверхности за счет инвагинаций плазматической мембраны является характерным и широко распространенным признаком секреторных клеток не только растений, но и животных, причем относящихся к самым эволюционно подвинутым таксонам. Но из этого нельзя вывести заключение о более низком уровне секреторной специализации паренхимных клеток с плазмодесменными полями, так как этот тип клеток встречается только у растений (так же как и сами плазмодесмы) и для сравнительной оценки его секреторной эффективности недостаточно одних структурных критериев. Кроме того, данные, приведенные в предыдущем разделе относительно связи типа жилок со структурой хлоренхимы, показывают, что вопрос об эволюционной подвинутости того или иного механизма загрузки флоэмы не может решаться путем сравнения структуры только паренхимных клеток пучков. Для этого необходим структурный анализ всего комплекса клеток, лежащих на пути радиального транспорта ассимилятов в листе.

Дальнейшие таксономические исследования мелких жилок листа могут развиваться в двух направлениях. Во-первых, эти исследования можно расширять, распространяя на однодольные и голосемянные растения. Эти растения имеют принципиально иную систему жилкования; мелких жилок такой структуры, как у двудольных, в их листьях нет. Но клетки, осуществляющие направленный перенос ассимилятов из хлоренхимы во флоэму, у них есть, и структура этих клеток сравнима со структурой паренхимных клеток флоэмы из мелких жилок двудольных. Оценивая ее по литературным данным (Singh, Srivastava, 1972; Carde, 1973, 1974; Evert, 1980), предварительно можно заключить, что в проводящих пучках листа однодольных эти клетки близки к паренхимным элементам жилок II типа; клетки Страсбургера голосемянных сходны с паренхимными элементами жилок I типа. Не исключено, что жизненная форма в той или иной степени накладывает отпечаток на особенности структуры проводящих пучков листа и у этих растений. Для однодольных темой специального исследования может быть вопрос о взаимосвязи структуры паренхимных клеток пучков и пучковых обкладок.

Во-вторых, целесообразно детализировать эти исследования, концентрируя внимание на отдельных порядках и семействах двудольных, особенно тех из них, в которых наблюдается разнообразие типов жилок. Опыт изучения структуры мелких жилок у представителей семейства *Fabaceae* (Watson et al., 1977) показал, что такие исследования могут быть перспективны для решения не только анатомических, но и таксономических проблем.

Авторы пользуются возможностью выразить свою признательность Т. В. Шулькиной, Е. М. Бармичевой, Г. В. Куликову, Н. Н. Слемневу, оказавшим им помощь при сборе материалов для исследования, и М. Ф. Даниловой, А. Е. Васильеву, принявшим участие в обсуждении результатов работы.

ЛИТЕРАТУРА

Васильев А. Е. (1978). Исследование ультраструктуры мелких жилок листа и проводящих пучков нектарника цветка *Cucumis sativus* L. В кн.: Биохим. и биофиз. механизмы транспорта веществ у растений. Горький. — Гамалей Ю. В., Пахомова М. В. (1983). Мелкие жилки листа двудольных. I. Структура и основы типологии. Бот. ж., 68, 3. — Behnke H.-D. (1977). Transmission electron microscopy and systematics of flowering plants. Plant Syst. Evol., Suppl. 1. — Carde J.-P. (1973). Le tissu de transfert (cellules de Strasburger) dans les aiguilles du pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.). I. Étude histologique et infrastructurale du tissu adulte. J. Microscopie, 17. — Carde J.-P. (1974). Le tissu de transfert (cellules de Strasburger) dans les aiguilles du pin maritime (*Pinus pinaster* Ait.). II. Caractéres cytochimiques et infrastructuraux de la paroi et des plasmodesmes. J. Microscopie, 20. — Esau K. (1967). Minor veins in *Beta* leaves: structure related to function. Proc. Amer. Phil. Soc., 111, 4. — Esau K. (1978). The protein inclusions in sieve elements of cotton (*Gossypium hirsutum* L.). J. Ultrastr. Res., 63, 2. — Esau K., Hoefert L. L. (1971). Composition and fine structure of minor veins in *Tetragonia* leaf. Protoplasma, 72, 1. — Evert R. F. (1980). Vascular anatomy of angiospermous leaves with special consideration of the maize leaf. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 93, 1. — Gunning B. E. S., Pate J. S. (1969). «Transfer cells». Plant cells with wall ingrowths, specialized in relation to short distance transport of solutes — their occurrence, structure and development. Protoplasma, 68, 2. — Hoefert L. L. (1980). Ultrastructure of developing sieve elements in *Thlaspi arvense* L. II. Maturation. Amer. J. Bot., 67, 2. — Hutchinson J. (1964). *Papilionaceae*. In: The genera of flowering plants, 2. Oxford, Clarendon Press. — Pate J. S. (1975). Exchange of solutes between phloem and xylem and circulation in the whole plant. In: Transport in plants. I. Phloem transport. Berlin, Springer. — Pate J. S., Gunning B. E. S. (1969). Vascular transfer cells in angiosperm leaves — a taxonomic and morphological survey. Protoplasma, 68, 2. — Pate J. S., Gunning B. E. S. (1972). Transfer cells. Ann. Rev. Plant Physiol., 23. — Peterson R. L., Yeung E. C. (1975). Ontogeny of phloem transfer cells in *Hieracium floribundum*. Can. J. Bot., 53, 6. — Singh A. P., Srivastava L. M. (1972). The fine structure of corn phloem. Can. J. Bot., 50, 4. — Takhtajan A. L. (1980). Outline of the classification of flowering plants (*Magnoliophyta*). Bot. Rev., 46. — Turgeon R., Webb J. A., Evert R. F. (1975). Ultrastructure of minor veins in *Cucurbita pepo* leaves. Protoplasma, 83, 3. — Watson L., Pate J. S., Gunning B. E. S. (1977). Vascular transfer cells in leaves of *Leguminosae — Papilionoideae*. Bot. J. Linn. Soc., 74, 2.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 7 X 1981.

SUMMARY

It is shown that the types of leaf minor veins are related to the systematic position of plants. The two contrasting types are mainly confined to the groups of plants in the upper part of phylogenetic system, the third (intermediate) type is common in the more primitive taxa. The distribution of dicotyledons according to the types of leaf minor veins appears to be connected with their distribution according to the habitat, leaf morphology and the type of sieve tube plastids. The perspectives in the minor vein taxonomic studies and the problem of interpretation of the evidence obtained are discussed.

УДК 582.623

М. А. Баранова

К ВОПРОСУ ОБ ОБЪЕМЕ ВИДА *POPULUS POPULINA* (*SALICACEAE*)

M. A. BARANOVA. TO THE QUESTION OF THE COMPOSITION OF THE SPECIES *POPULUS POPULINA* (*SALICACEAE*)

Сопоставление морфологических признаков листа трех ископаемых видов рода *Populus* — *P. latior*, *P. attenuata*, *P. heliadum* — позволяет рассматривать эти виды как один полиморфный вид. Этот вид по форме листовой пластинки и характеру зубчатости сближается с североамериканскими черными тополями *P. deltoides* и *P. fremontii*, хорошо выраженными базальными жилками напоминает североамериканскую осину *P. tremuloides*.

В последнее время традиционное название *Populus latior* A. Braun подверглось пересмотру: чешский палеоботаник E. Knobloch (1964) обратил внимание на никем ранее не замеченное сходство отпечатков *P. latior*, представленных O. Heer (1856) (рис. 1, *2* — это одно из первых изображений *P. latior*), с изображением *Phyllites populina* Brongniart (рис. 1, *1*), приводимым значительно ранее Ad. Brongniart (1822). Действительно, при рассмотрении этих изображений не остается сомнения, что отпечатки, изображенные как Heer, так и Brongniart, принадлежали одному и тому же растению. Интересно, что ископаемые образцы, описанные Brongniart и Heer, а также автором вида *P. latior* A. Braun (1836), были из одного и того же местонахождения — Энингена. Поэтому в соответствии с правилами номенклатуры *P. latior* следует называть *P. populina* (Brongn.) E. Knobloch.

В ископаемых третичных флорах СССР часто встречаются отпечатки листьев, определяемые как *Populus latior*. При изучении этих многочисленных находок я выяснила, что часть из них не относится к этому виду, в то же время отпечатки листьев, определяемые как *P. attenuata* A. Braun и *P. heliadum* Ung., в действительности являются *P. latior*. Это обусловлено разным пониманием объема *P. latior*.

Вид впервые описал Braun (1836) из третичных отложений Энингена, однако он не дал его изображения. Первые изображения этого вида представлены в работах F. Unger (1852) и Heer (1856) (рис. 1, *2*; 8, *1* — см. вклейку). Уже эти авторы отмечали полиморфность листьев *P. latior*, что заставило Braun и Heer выделить несколько форм в пределах этого вида. Кроме того, как Unger, так и Heer указывали на сходство *P. latior* с *P. attenuata* (рис. 2, *1*), при этом признаками, различающими эти два вида, считались вытянутая в ширину форма листьев у *P. latior* (у *P attenuata* длина и ширина листа приблизительно одинаковы) и более тупой угол ответвления базальных жилок [1] от средней у *P. latior* по сравнению с более острым углом у *P. attenuata*. Однако среди изображений *P. latior*, приведенных Unger (1852), экземпляр на табл. 21 (фиг. 5) вполне соответствует всем признакам *P. attenuata*. В то же время необходимо отметить, что экземпляр на табл. 21 (фиг. 3) не следовало бы относить ни к *P. latior*, ни к *P. attenuata*: для *P. latior*, как и для *P. attenuata*, характерны хорошо вы-

---

[1] У *P. latior* обычно 1—2 пары базальных жилок, причем нижняя пара выражена слабо и проходит вдоль края листа. Выше расположенная пара базальных жилок выражена хорошо, и в дальнейшем при упоминании базальных жилок имеются в виду именно эти жилки.

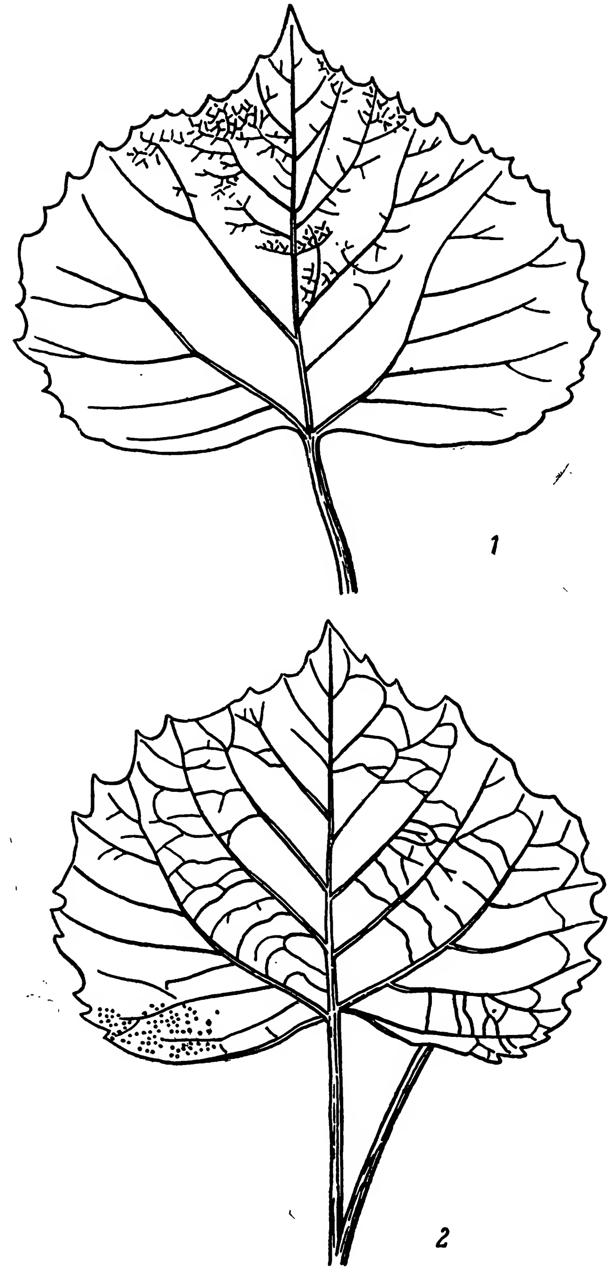


Рис. 1.

1 — *Phyllites populina* (Brongniart, 1822), 2 — *Populus latior* (Heer, 1856).

раженные средняя и базальные жилки, отходящие от нее под углом 50—60° (у *P. latior*) или 40—50° (у *P. attenuata*), тогда как у экземпляра, изображенного на табл. 21 (фиг. 3), базальные жилки не выражены, а нижняя пара вторичных жилок отходит от средней под углом 65—70°, что характерно для многих черных тополей, особенно североамериканских. Здесь уместно заметить, что *P. latior* и *P. attenuata* Heer относил к черным тополям, однако среди ископаемых тополей, принадлежащих, по мнению Heer, к группе черных, это наблюдается только у *P. melanaria* Heer. Кроме того, и несколько ромбической формой листа экземпляр на табл. 21 (фиг. 3) напоминает современный европейский вид из секции черных тополей *P. nigra* var. *italica* Du Roi (особенно гербарный экземпляр *P. italica* Moench, 1964, R. Kamelin, ранее определяемый как *P. dilatata* Ait., 1833, Ledebour), только зубцы по краю листа у *P. nigra* var. *italica* более закругленные. Вслед за Unger (образцы Unger были из Паршлуга, а не из Энингена, как у Braun и Heer), который таким образом изменил концепцию вида *P. latior*, некоторые палеоботаники относили к *P. latior* отпечатки, на самом деле принадлежащие к группе черных тополей.

Это представление о *P. latior* оставалось неизменным вплоть до того момента, когда Hantke (1954) отнес к этому виду часть отпечатков, определяемых Heer как *P. attenuata*. Он также включил в *P. latior* экземпляры, описанные Heer как *P. heliadum* (Heer, 1856, tab. 57, fig. 4a, 5). Действительно, трудно отличить изображения *P. heliadum*, приводимые Heer (рис. 2, *3*), от изображения *P. latior transversa* Heer (рис. 2, *2*), представленного им на этой же таблице (tab. 57, fig. 3): можно отметить лишь более острый угол отхождения базальных жилок от средней у *P. heliadum* по сравнению с *P. latior transversa*. Изучение материала по всем трем видам — *P. latior*, *P. attenuata*, *P. heliadum* (табл. 1) — показало наличие между ними переходных форм, что позволяет рассматривать *P. latior*, *P. attenuata* и *P. heliadum* как один полиморфный вид. Для того чтобы убедиться в этом, было проведено подробное сравнение *P. latior*, *P. attenuata* и *P. heliadum* (табл. 1). Материалом для сравнения послужили опубликованные по этим видам данные (рис. 1, *2*; 2, *1*, *2*, *3*; 5, *1*; 8, *1* — см. вклейки) и отпечатки

ТАБЛИЦА 1

Сравнительная таблица морфологических признаков листа ископаемых видов рода *Populus*

Вид	Угол ответвления базальных жилок от средней, градусы	Высота поднятия базальных жилок	Длина пластинки листа	Ширина пластинки листа	Отношение ширины к длине	Основание листа	Число вторичных жилок	Литературный источник и номер ископаемого образца
			см					
Phyllites populina (тип)	55—60	Выше $^1/_2$ и до $^2/_3$	5.5	7.5	1.4	Широкое, слегка сердцевидное	5	Brongniart, 1822, tab. 14, fig. 4
Populus latior	60	До $^1/_2$	5.4	7.5	1.4	Слегка сердцевидное	6	Heer, 1856, tab. 53, fig. 1
	55—65	»	4.2	6.2	1.5	Срезанное	5	То же
	50—55	Выше $^2/_3$	6.6	8.5	1.3	Суженное у самого черешка	5	БИН 60-а/XIIIг
	50—55	До $^2/_3$	6.9	8.5	1.2	То же	5	БИН 60-б/XIIIг
	55—60	Слегка выше $^1/_2$	5.2	6.2	1.2	Срезанное	6	БИН 60-в/XIIIг
	45—50	То же	7.5	7.5	1	Широкое, слегка клиновидное	6	БИН 283/XIIIг
	37	Выше $^2/_3$	~7	7.3	~1	Ширококлиновидное	5	БИН 56/XIIIг
P. latior transversa	40—50	До $^2/_3$	4.8	7.3	1.5	Суженное у самого черешка	6	БИН 327/XIIIг
	50—60	До $^1/_2$ и ниже $^1/_2$	6	7.5	1.2	То же	4	БИН 326/XIIIг
P. latior grossedentata	55—60	Выше $^1/_2$	5	8	1.6	Слегка сердцевидное	5	БИН 311/XIIIг
P. latior cordifolia	40	Выше $^2/_3$	4	4.5	1.1	Срезанное	6	БИН 310/XIIIг
P. latior rotundata	50	До $^2/_3$	7.6	9.2	1.2	—	7	БИН 312/XIIIг
P. latior subtruncata	40—45	Выше $^1/_2$	6.6	6.7	~1	Ширококлиновидное	5	БИН 62/XIIIг
P. attenuata	37—40	До $^1/_2$	6.9	6.7	0.9	Ширококлиновидное	4	Heer, 1856, tab. 57, fig. 9
	38—40	До $^1/_2$ и выше $^1/_2$	6.8	6.8	1	То же	6	Heer, 1856, tab. 57, fig. 12
	50	До $^1/_2$	4	4.1	1	Широкое, слегка клиновидное	5	Heer, 1856, tab. 58, fig. 1
	30—40	Выше $^2/_3$ и до $^1/_2$	7	6.2	0.9	Ширококлиновидное	5	Heer, 1856, tab. 58, fig. 2
	45—55	До $^1/_2$ и ниже $^1/_2$	5.7	5.2	0.9	Широкое, слегка клиновидное	5	Heer, 1856, tab. 58, fig. 4
	43—50	До $^1/_2$ и выше $^1/_2$	4.2	4.1	~1	Ширококлиновидное	5	БИН 71/XIIIг
P. heliadum (тип)	40	Выше $^2/_3$	6.2	8.6	1.4	То же	4	Unger, tab. 15, fig. 7
P. heliadum	35—38	»	4.9	6.6	1.3	Суженное у самого черешка	4	Heer, 1856, tab. 57, fig. 4a
	43—48	До $^1/_2$, до $^2/_3$	5.9	8.5	1.4	Слегка суженное у самого черешка	5	Heer, 1856, tab. 57, fig. 5
	45	До $^2/_3$	5.4	7.9	1.4	То же	~4	БИН 72/XIIIг

из коллекции Heer, хранящейся в БИНе АН СССР (рис 3, *1*, *2*; 4, *1*, *2*; 5, *2* — см. вклейки). Из табл. 1 очевидно, что виды *P. attenuata* и *P. heliadum* находятся в пределах изменчивости, наблюдаемой у *P. latior*. Одним из наиболее существенных признаков *P. latior* (рис. 1, *2*; 4, *1*) являются хорошо выраженные средняя и отходящие от нее близ основания листа базальные жилки. Базальные жилки, прямые или изогнутые, отходят от средней жилки под углом 37—65° (чаще 50—60°), достигают середины листа или заходят выше второй трети листа. У *P. attenuata* (рис. 2, *1*; 3, *2*) и *P. heliadum* (рис. 5, *1*, *2*) также хорошо выражены средняя и пара базальных жилок, отходящих от нее под углом 37—55° (у *P. attenuata*) или 38—48° (у *P. heliadum*) и достигающих середины листа или заходящих выше второй трети листа.

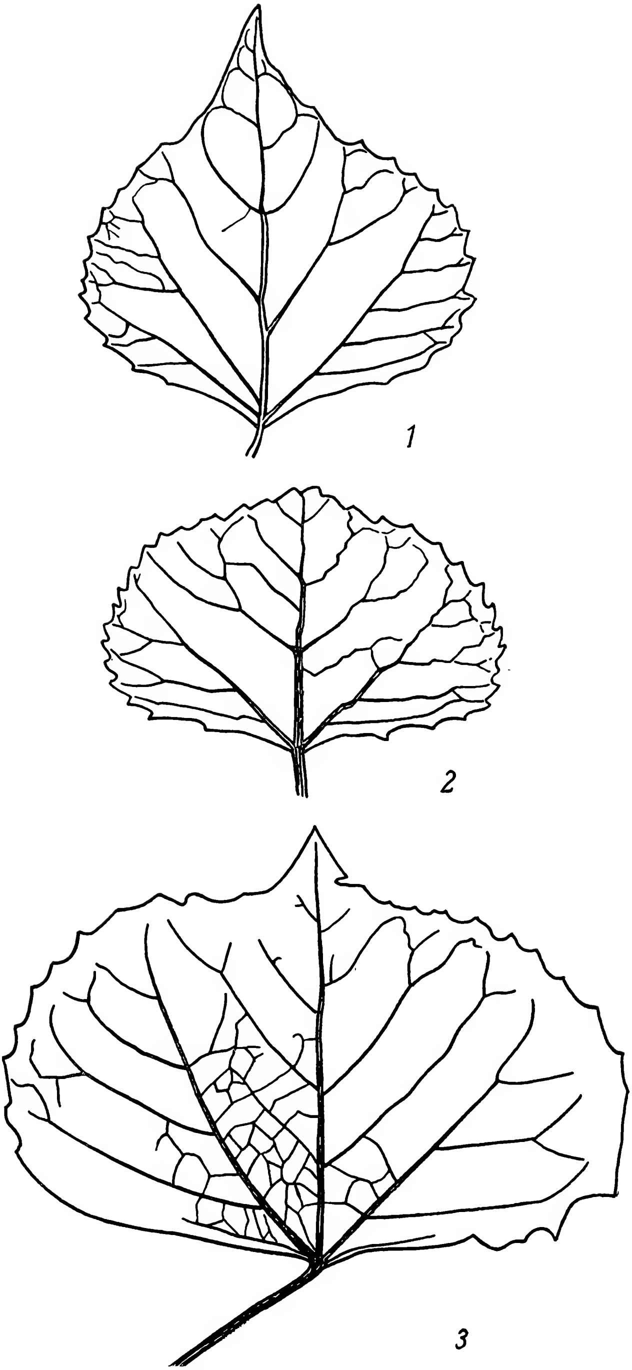


Рис. 2.

1 — *Populus attenuata* (Heer, 1856), *2* — *P. latior transversa* (Heer, 1856), *3* — *P. heliadum* (Heer, 1856).

Число вторичных жилок (вместе с базальными) у *P. latior* обычно не превышает 4—7 пар (чаще 5—6), у *P. attenuata* — 4—6 и у *P. heliadum* — 4—5.

Для *P. latior* характерны листья, вытянутые в ширину (отношение ширины листа к длине превышает единицу), или формы, у которых длина и ширина листа одинаковы (отношение ширины листа к длине равно единице). У *P. heliadum* листья заметно вытянуты в ширину (отношение ширины листа к длине 1.3—1.4), а у *P. attenuata* ширина и длина листа приблизительно одинаковы (отношение ширины листа к длине 0.9—1).

Основание листа у *P. latior* может быть слегка сердцевидным, клиновидно-суженным у самого черешка или срезанным. Для *P. heliadum* и *P. attenuata* характерны листья с клиновидным основанием.

По краю листа у *P. latior* крупные, несколько загнутые, иногда клювовидные зубцы, такие же зубцы характерны для *P. attenuata*. У *P. heliadum* край листа грубовыемчато-зубчатый, с крупными выемками. Следовательно, такие признаки, как величина угла отхождения базальных жилок от средней, высота поднятия базальных жилок, форма листа у *P. attenuata* и *P. heliadum*, находятся в границах изменчивости этих признаков у *P. latior*.

Начиная с Braun и Heer, многие последующие авторы сближали *P. latior* с современным видом *P. deltoides* Bartram ex Marshall (рис. 6, *1*, *2* — см. вклейку, табл. 2), произрастающим в Северной Америке и вместе с другим североамериканским видом *P. fremontii* S. Wats. составляющим подсекцию *Americanae* Bugala (Bugala, 1967; Eckenwalder, 1977) секции *Aigeiros* — черных тополей. По мнению J. Eckenwalder (1977), занимавшегося изучением североамериканских черных тополей, *P. deltoides* разделяется на три подвида: *P. deltoides* ssp. *deltoides*, *P. deltoides* ssp. *monilifera* (W. Aiton) Eckenwalder и *P. deltoides* ssp. *wislizenii* (S. Watson) Eckenwalder. Из них к *P. latior* ближе *P. deltoides* ssp. *monilifera*. Действительно, в какой-то мере по форме пластинки листа и характеру зубчатости между *P. latior* и *P. deltoides* есть сходство, хотя часто у *P. deltoides* листья имеют треугольную форму, а зубцы с более глубокими выемками и более округлой спинкой, чем у *P. latior*. Но есть существенное отличие *P. latior* от *P. deltoides*, которое состоит в том, что у *P. latior*, как уже отмечалось, хорошо выражены базальные жилки, отходящие от средней под углом 37—65°, они достигают середины листа или заходят выше второй трети. У *P. deltoides* базальные жилки почти или совсем не отличаются от других вторичных жилок, отходят от средней под углом 55—70° и не доходят до середины листа, причем вторичных жилок обычно на 1—2 пары больше, чем у *P. latior*. Из черных тополей к *P. latior*, по нашим наблюдениям, также близок *P. fremontii* S. Wats. (рис. 8, *2*, табл. 2), распространенный в Калифорнии и ближайших к ней районах США. У этого вида базальные жилки несколько отличаются от остальных вторичных: отходят от средней жилки под углом, более острым, чем у *P. deltoides*, — 55—60° и поднимаются до середины листа и несколько выше. Однако округлой формой зубцов с глубокими выемками *P. fremontii* отличается от *P. latior*.

Интересно, что Heer, считая *P. attenuata* видом, очень близким к *P. latior*, сближал *P. attenuata* также с *P. deltoides* (наряду с европейскими черными тополями).

В то же время некоторые другие авторы (Колаковский, 1956, 1964; Колаковский, Шакрыл, 1976) считают, что к *P. latior* близок современный вид *P. tremula* L. Обычно, однако, листья у *P. tremula* не вытянуты в ширину, как у *P. latior* (длина и ширина листа приблизительно равны). Heer сравнивал с *P. tremula* *P. heliadum*. Действительно, своим грубовыемчато-зубчатым краем *P. tremula* напоминает *P. heliadum*, но для *P. heliadum* также характерны листья, у которых ширина значительно превышает длину, тогда как у *P. tremula* листья почти не вытянуты в ширину.

По характеру жилкования (особенно хорошо выраженным базальным жилкам, отходящим от средней под углом 40—60° и достигающим середины листа, а часто заходящим выше второй трети листа, и числу вторичных жилок 4—6 пар) к *P. latior* близок североамериканский вид *P. tremuloides* Michx. (рис. 7, *1*, *2* — см. вклейку, табл. 2) из секции *Trepidae*. Японские палеоботаники T. Tanai и N. Suzuki (1963) также сближают *P. latior* с *P. tremuloides* (наряду с *P. nigra* L.). *P. tremuloides* отличается от *P. latior*, как правило, более мелкой зубчатостью (зубчики более прижаты), хотя у этого вида встречаются листья с такими же загнутыми зубчиками, как у *P. latior* (особенно следует отметить гербарные образцы Pl. of Mexico Sierra Madre Oriental, C. H. and M. T. Mueller, June 4, 1934, 743 (рис. 7, *1*, *2*) и Pl. des environs de Montreal Longueuil, co de Chambly FF. Marie-Victorin et Rolland — Germain, 27 mai 1927, 29 555), и меньшими размерами листьев, иногда формой листа.

ТАБЛИЦА 2

Сравнительная таблица морфологических признаков листа современных видов рода *Populus*

Вид	Угол ответвления базальных жилок от средней, градусы	Высота поднятия базальных жилок	Длина пластинки листа	Ширина пластинки листа	Отношение ширины к длине	Основание листа	Число вторичных жилок	Номер гербарного образца
			см					
P. tremuloides	53—60	До $^{1}/_{2}$ и до $^{2}/_{3}$	5.2	6.3	1.2	Суженное у самого черешка	5	Mexico, St. of Nuevo Leon (Sierra Madre Oriental), 743
	60—62	Ниже $^{1}/_{2}$	5.5	6.6	1.2	То же	6	
	40	До $^{2}/_{3}$	4.4	5.5	1.25	» »	5	
	45	До $^{2}/_{3}$ и выше $^{2}/_{3}$	4.2	5.2	1.2	» »	4	
	43	До $^{1}/_{2}$	4.6	4.6	1	Ширококлиновидное	4	
	40	До $^{1}/_{2}$ и до $^{2}/_{3}$	3.6	3.7	~1	То же	4	
P. deltoides (sub. nom. *monilifera*)	65	Ниже $^{1}/_{2}$	6.6	7.7	1.2	Срезанное	7	Burlington Vt., Oakes
	60	»	8.1	8.3	~1	»	8	
	70	Ниже $^{1}/_{2}$	5.1	5	~1	Ширококлиновидное	7	Burlington Vt., Oakes
	55—60	»	7.2	8.4	1.2	Суженное у самого черешка	7	
	58—65	»	7.6	9.4	1.2	Срезанное и суженное у самого черешка	8	
	63—73	»	6.1	6.3	~1	Несколько суженное у самого черешка	6	
	65	»	6.1	7.6	1.2	Срезанное и суженное у самого черешка	7	
P. deltoides	60	»	4.3	5.8	1.3	То же	6	Wiskonsin Columbia County, May 31, 1960, R. Meyer 37
	60—65	До $^{1}/_{2}$ и ниже $^{1}/_{2}$	5	7.1	1.4	» »	6	
	55—60	Ниже $^{1}/_{2}$	5.8	5.9	~1	» »	6	
P. fremontii	55	До $^{1}/_{2}$ и ниже $^{1}/_{2}$	5.5	7	1.3	» »	5	Arizona, Dr. E Palmer, 1869
	55—58	До $^{1}/_{2}$ и слегка выше $^{1}/_{2}$	6.4	7.6	1.2	Срезанное и суженное у самого черешка	6	
	55—60	До $^{1}/_{2}$ и выше $^{1}/_{2}$	6.4	7.7	1.2	То же	6	
	55—60	То же	5.6	6.8	1.2	» »	7	

На одной ветке *P. tremuloides* (герб. лист Pl. of Mexico Sierra Madre Oriental, C. H. and M. T. Mueller, June 4, 1934, 743) можно увидеть листья, напоминающие листья трех ископаемых видов — значительно вытянутые в ширину, несколько прямоугольные в очертании, с суживающимся к черешку основанием и как бы насаженной верхушкой, с высоко поднимающимися и отходящими под углом 40° от средней базальными жилками листья типа *P. heliadum* и листья, у которых длина и ширина приблизительно одинаковые, с выраженным клиновидным основанием и с отходящими от средней жилки под углом 40—45° и достигающими середины листа базальными жилками — типа *P. attenuata*, и листья, у которых ширина существенно превышает длину, а базальные жилки отходят от средней под углом 50—60° и достигают середины листа или заходят выше, — типа *P. latior*. Такое разнообразие листьев на одной ветке современного вида *P. tremuloides* может служить лишним подтверждением высказанного здесь предположения, что *P. latior*, *P. attenuata* и *P. heliadum* представляют собой один полиморфный вид. У этого вида сочетаются признаки как черных тополей, так и осин.

Хорошо выраженными базальными жилками (а некоторые экземпляры и формой пластинки листа) *P. latior* напоминает *P. tremuloides.* По характеру зубчатости (несколько загнутые, иногда клювовидные зубцы) и также по форме пластинки листа *P. latior* близок к североамериканским черным тополям (*P. deltoides*, *P. fremontii*), хотя у этих тополей зубцы, как правило, располагаются почти до самого основания листа, что не наблюдается у *P. latior.*

В заключение хочу выразить искреннюю благодарность Т. Н. Байковской и С. Г. Жилину за ценные советы, полученные при выполнении этой работы.

ЛИТЕРАТУРА

Колаковский А. А. (1956). Плиоценовая флора Дуаба. Тр. Сухум. бот. сада, 9. — Колаковский А. А. (1964). Плиоценовая флора Кодора. Сухум. бот. сад, Сухуми. — Колаковский А. А., Шакрыл А. К. (1976). Сарматские флоры Абхазии. Тр. Сухум. бот. сада, 22. — Braun Al. (1836). In Buckland W.: Geology and Mineralogy considered with reference to Natural Theology, 1. London. — Brongniart Ad. (1822). Sur la classification et la distribution des vegétaux fossiles. Mém. Mus. hist. natur., 8. — Bugala W. (1967). Systematyka Euroazjatyckich topoli z grupy *Populus nigra* L. Arbor. Kornickie, 12.— Eckenwalder J. E. (1977). North American cottonwoods (*Populus*, *Salicaceae*) of sections *Abaso* and *Aigeiros.* J. Arn. Arb., 58, 3. — Hantke R. (1954). Die fossile Flora der obermiozänen Oehninger — Fundstelle Schrotzburg. Denkschr. Schweiz. Nat. Ges., 80, 2. — Heer O. (1856). Flora tertiaria Helvetiae, 2, Winterthur. — Knobloch E. (1964). Haben *Cinnamomum scheuchzeri* Heer und *Cinnamomum polymorphum* (Al. Braun) Heer nomenklatorisch richtige Namen? Neues Jahrb. Geol. Paläont. Mh., 10. — Tanai T., Suzuki N. (1963). Miocene floras of south-western Hokkaido, Japan in Tertiary floras of Japan. Tokyo. — Unger F. (1852). Iconographia plantarum fossilum. Denkschr. der math.-nat. cl. der k. Akad. Wissensch., 4, Wien.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 24 XI 1981.

SUMMARY

The comparison of the morphological features of leaves of three fossil species of *Populus* — *P. latior*, *A. attenuata*, *P. heliadum* proved that they are conspecific. The leaf shape and the marginal serration of this species resemble those of the North American black poplars *P. deltoides* and *P. fremontii*, but the prominent basal veins of these species are similar to the venation of the North American aspen *P. tremuloides.*

УДК 581.331.2 : 582.533

З. В. Болховских

К МОРФОЛОГИИ ПЫЛЬЦЫ *NAJAS MAJOR* (*NAJADACEAE*)

Z. V. BOLKHOVSKIKH. ON THE POLLEN MORPHOLOGY OF *NAJAS MAJOR* (*NAJADACEAE*)

Проведено исследование морфологии пыльцы *Najas major* с помощью светового и сканирующего электронного микроскопов. Впервые установлено, что пыльцевые зерна этого вида дистально-однобороздные, 56 мкм длины, 40 мкм ширины, обладают двуслойной спородермой. Экзина тонкая, сетчатая.

Форма пыльцевого зерна, характер строения экзины, апертур, борозд и пор, рисунок внешней поверхности экзины — морфологические признаки, имеющие большое значение для определения систематических групп растений и для установления их родственных отношений.

Род *Najas* L. — единственный представитель высокоспециализированного семейства *Najadaceae* — включает около 35 видов (Тахтаджян, 1966). Морфология пыльцы этого рода изучена слабо.

Существует мнение, что зрелые пыльцевые зерна некоторых водных растений, цветение которых проходит в воде, в том числе и *Najas*, лишены экзины, а также борозд и пор; клеточное содержимое покрыто лишь тонким слоем интины (Fritzsche, 1837; Strasburger, 1882; Campbell, 1897; Wodehouse, 1935; Куприянова, 1948; Эрдтман, 1956). Однако G. Schwanitz (1967a, b) при детальном электронно-микроскопическом исследовании развития пыльцы *Ruppia*, *Zannichellia*, *Potamogeton* и *Zostera* обнаружил, что пыльца *Zostera*, считавшаяся безэкзинной, все же формирует экзину.

При исследовании пыльцевого зерна *Najas major* L. в живом состоянии М. В. Чернояров (1929) установил, что хотя пыльцевое зерно данного вида лишено экзины и обладает лишь очень тонкой, бесструктурной и прозрачной интиной, тем не менее при созревании оболочка его утолщается, приобретая значительную упругость, что позволяет пыльцевому зерну сохранять постоянную эллипсоидальную форму. Эти данные дают возможность предположить наличие в оболочке спорополленина, так как только благодаря этому веществу, пропитывающему эктэкзину, пыльцевое зерно обладает большой прочностью и упругостью.

Для того чтобы получить более полное представление о морфологии пыльцевых зерен *N. major*, мы исследовали их с помощью светового и электронного микроскопов. Были получены данные об их размерах, форме и поверхностной скульптуре спородермы.

Использование сканирующего электронного микроскопа позволило дать более точное описание спородермы и ультрамикроскопических деталей поверхности экзины.

Материал и методика

Материал был собран в окрестностях города Воронежа В. А. Гуляевым. Исследовали пыльцевые зерна *Najas major* на поздних стадиях их развития, но до начала раскрывания гнезд пыльников. Стадии развития устанавливали с помощью окраски мазков ацетокармином.

Учитывая, с одной стороны, что для изучения морфологии пыльцы необходимы достаточно простые и надежные методы, а с другой, — что скульптуру экзины удобнее всего изучать на окрашенных препаратах, мы пользовались следующими методиками приготовления препаратов.

Мужской цветок *Najas* представляет собой пыльник с приросшими к нему спатой (покрывалом) и околоцветником (Magnus, 1870; Guignard, 1899; Лодкина, 1976). Поэтому мужские цветки фиксировали целиком смесью Карнуа и после отмывки фиксатора некоторое время хранили их в 70%-м этиловом спирте.

На поздних стадиях развития пыльцы фиксация не вызывает деформации пыльцевых зерен, так как в них к этому времени образуется значительное количество крахмала.

Материал, обработанный таким образом, пригоден как для исследования ядра и цитоплазмы, так и для изучения стенки пыльцевого зерна.

Для световой микроскопии содержимое пыльников, хранившихся после фиксации некоторое время в 70%-м этиловом спирте, осторожно выдавливали на сухое предметное стекло, предварительно покрытое белком (Ромейс, 1953) или желатиной (Rogers, 1967), и распределяли тонким слоем. Затем мазки подсушивали на воздухе при комнатной температуре и окрашивали.

Для установления наличия спорополленина мы несколько модифицировали методику N. Bhandari, R. Kishori (1971): приготовленные мазки пыльцевых зерен окрашивали в течение 4—6 ч 0.005%-м спирторастворимым анилиновым синим, растворенным в 50%-м этиловом спирте. Затем препараты обезвоживали нормальным бутиловым спиртом и ксилолом и заключали в нейтральный канадский бальзам. Экзина за счет спорополленина окрашивалась в ярко-синий цвет, и структура ее обнаруживалась с исключительной отчетливостью.

Для того чтобы дифференцировать слои экзины и интины, препараты окрашивали в течение 6—10 мин 0.5%-м водным раствором бисмарка коричневого, ополаскивали в воде, обезвоживали 96%-м этиловым спиртом и подкрашивали насыщенным раствором прочного зеленого в гвоздичном масле, дифференцировали в абсолютном этиловом спирте, обезвоживали и заключали в нейтральный канадский бальзам. Экзина окрашивалась в зеленый цвет, интина — в коричневый (Johansen, 1940).

Кроме того, интина контролировалась окраской 0.1%-м раствором алцианового синего в 3%-й уксусной кислоте в течение 30 мин и более. Затем следовало ополаскивание в 3%-й уксусной кислоте, постепенное обезвоживание, начиная с 50%-го этилового спирта, и заключение в нейтральный канадский бальзам (Beneš, 1968). Интина благодаря содержанию в ней пектиновых веществ окрашивается в яркий голубой цвет (Hršel, 1960; Hršel et al., 1960).

Размер пыльцевых зерен устанавливали с помощью окулярного микрометра. Полярную ось и экваториальный диаметр измеряли не менее чем у 25 пыльцевых зерен.

Для приготовления препаратов с последующим исследованием на сканирующем электронном микроскопе Cwikscan-100 пыльцу извлекали из пыльников и наносили на специальный предметный столик в каплю 96%-го этилового спирта. После испарения спирта столик с пыльцой помещали в вакуумный напыливатель и производили напыливание золота. Затем просматривали пыльцевые зерна на малых увеличениях сканирующего микроскопа, подбирали характерные пыльцевые зерна и фотографировали их при необходимых увеличениях.

Наблюдения и описания на световом уровне проведены с помощью микроскопа Nf-1 Zeiss, иллюстрации выполнены на микроскопе Ergaval Zeiss с микрофотографическим устройством mf-matic (объектив 100×, окуляр К 4 : 1; для фотографирования использовалась фотопленка КН-1).

Примененные нами методики позволяют правильно понять морфологическое строение пыльцевых зерен, так как при этом последние сохраняют свои особенности, свойственные им в живом состоянии: не нарушается форма пыльцевого зерна, сохраняются детали строения обеих оболочек — экзины и интины, а также клеточное содержимое. При использовании же метода ацетолиза интина разрушается и легко теряются или повреждаются структуры тетрад.

Результаты исследования и обсуждение

В результате проведенного исследования подтверждены данные ранних авторов (Hofmeister, 1861; Magnus, 1870, 1894; Campbell, 1897) о том, что пыльник *Najas major* четырехгнездный. Однако стенки между соседними гнездами разрушаются еще задолго до созревания пыльника, что часто ускользало от внимания исследователей. Нам приходилось неоднократно наблюдать остатки перегородок, разделяющих соседние гнезда. На разрушение стенки между двумя соседними камерами при созревании пыльников *N. graminea* Del. и *N. guadalupensis* (Spreng.) Magnus указывал также V. Singh (1965).

Микроспоры после редукционного деления соединены по четыре, образуя, как правило, тетрады билатерального типа, обычного для большинства однодольных. Соединение микроспор в тетраде квадратное, очень рыхлое, непрочное, благодаря чему микроспоры легко распадаются. Клетки в тетраде одинакового размера: их форма определяется положением в тетраде. Стенки, разделяющие микроспоры, возникают по сукцессивному типу.

Пыльцевое зерно *N. major* представляет собой своеобразный морфологический тип пыльцы. Пыльцевые зерна *N. major* очень долго остаются в тетрадах, вплоть до спермиогенеза, в то время как у большинства цветковых растений тетрады распадаются еще на стадии микроспор. Зрелые пыльцевые зерна у этого вида трехъядерные.

Нами установлено большое постоянство формы спермиев в пыльцевых зернах как в одном пыльнике, так и в разных. Спермии имеют округлую форму. Наблюдается большая синхронность деления генеративных клеток в различных пыльцевых зернах, вероятно. за счет того, что деление микроспор происходит в тетрадах. Положение спермиев по отношению друг к другу и к вегетативному ядру может быть самое различное.

Готовые к прорастанию пыльцевые зерна полностью заполнены цитоплазмой с большим количеством крахмала и содержат нормально развитые спермии. Пустая и деформированная пыльца не обнаружена. Это позволяет допустить, что пыльцевые зерна *N. major* обладают высокой фертильностью. На последнее указывал еще D. Campbell (1897), который наблюдал пыльцу, в изобилии прорастающую на рыльцах женских цветков.

Зрелые пыльцевые зерна *N. major* одиночные, эллипсоидальной формы, одинаковые по размеру — 56×40 мкм, относятся к крупным зернам, согласно классификации Эрдтмана (1956). Следует заметить, что хотя зрелые пыльцевые зерна одиночные, иногда можно встретить следы соединения их экзинами (см. рисунок, *1—3* — вклейка). Возможна спайка экзин микроспор, даже не принадлежащих к одной тетраде, в тех местах, где экзины соприкасаются в момент завершения своего развития (Романов, 1954).

Что касается развития спородермы и деталей поверхности пыльцевых зерен, то вопреки утверждениям ранних исследователей (Fritzsche, 1837; Strasburger. 1882; Campbell, 1897) пыльцевое зерно *N. major*, как и подавляющего большинства цветковых растений, обладает двуслойной спородермой: имеется наружная оболочка — экзина и внутренняя — интина.

Экзина тонкая, скульптура ее сетчатая. Отдельные элементы скульптуры тонкие. Верхняя поверхность стенок сплошная, а потому внутренняя структура не видна (см. рисунок, *4*, *5*, *9*, *10*, *12*, *13* — вклейки). Экзина утолщена неравномерно. Просветы сетки довольно крупные, продолговатого очертания и распределены неравномерно (*4*, *5*, *9*, *10*). Стенки ячей сетки неодинаковые по толщине. Сетка прерывистая и местами почти незаметная, но, как правило, структурные элементы экзины сгущены на концах пыльцевого зерна (*7*).

Применение сканирующей электронной микроскопии дало возможность выявить некоторые детали скульптуры экзины. У пыльцевых зерен *N. major* из пыльников, близких к зрелости, стенки сетки — в виде валиков, составляющих сетчатую скульптуру.

К внутреннему слою экзины прилегает тонкая, сильно преломляющая свет интина. Как можно видеть на фотографии, слой интины непрерывный, образующий местами складки (*8*).

Пыльцевое зерно *N. major* характеризуется одним утонченным участком, который имеет вид овальной широкой борозды размером 40×24 мкм, расположенной на эллипсоидальном пыльцевом зерне на расстоянии 8 мкм от краев дистальной стороны (*1*, *4*, *6*). Таким образом, борозда с четкими краями, овальная, как по длине, так и по ширине составляет $^2/_3$ пыльцевого зерна, сетчатая скульптура на ее поверхности не выражена. Предназначена борозда исключительно для прорастания пыльцевой трубки. Проростковая борозда этого вида, по-видимому, не играет никакой роли в приспособлении к изменению объема пыльцы и не несет гармомегатной функции, так как опыление происходит под водой, пыльцевые зерна всегда увлажнены, высыханию не подвержены и объем их поэтому не изменяется.

Край борозды образован складкой экзины в виде отворота (*4*, *9*, *11*). Очень четко очертания борозды выявляются при реакции на спорополленин с помощью спирторастворимого анилинового синего (*6*).

Следует отметить, что у борозд *N. major*, как и у всех однодольных, имеется тенденция находиться на определенной стороне тетрады (*1*, *2*). Среди пыльцы этого вида мы неоднократно наблюдали пыльцевые зерна, соединенные по четыре и с бороздами, всегда обращенными наружу. Теперь уже не вызывает сомнения, что борозды расположены на наружной стороне однобороздных пыльцевых зерен относительно их тетрад.

Как мы видим, кроме двуслойной спородермы, пыльцевое зерно *N. major* имеет борозду, из которой появляется пыльцевая трубка.

Еще Fritzsche (1837) и Campbell (1897), хотя и отрицали наличие проростковой поры или борозды у *Najas*, тем не менее указывали, что пыльцевая трубка появляется неизменно с боковой стороны или из конца зерна, причем последний автор привел схематические рисунки прорастающих пыльцевых зерен.

Итак, пыльцевое зерно *N. maior* однобороздное, билатерального строения с двумя плоскостями симметрии. Проксимальная сторона пыльцевого зерна без борозды и обычно килеватая, противоположная дистальная сторона снабжена продольной широкой бороздой; с латеральной стороны оно имеет форму лодки, характерную для типичного однобороздного пыльцевого зерна. По классификации Эрдтмана (1956), пыльцевое зерно *N. major* относится к дистально-однобороздным пыльцевым зернам.

ЛИТЕРАТУРА

Куприянова Л. А. (1948). Морфология пыльцы однодольных растений. Тр. Бот. инст. АН СССР, 1, 7. — Лодкина М. М. (1976). Своеобразные черты развития пыльцевых мешков у некоторых видов *Najadaceae* Juss. и *Lemnaceae* S. Gray. Бот. ж., 61, 11. — Романов И. Д. (1954). Тетрадная пыльца у *Fritillaria eduardi* Rgl. Бюл. МОИП, отд. биол., 59, 6. — Ромейс Б. (1953). Микроскопическая техника. М., ИЛ. — Тахтаджян А. Л. (1966). Система и филогения цветковых растений. М.; Л., Наука. — Чернояров М. В. (1929). Про нову подробицю в розвитку пилка у *Najas major* All. за спостереженнями in vivo. Вісн. Київ. бот. саду, 9. — Эрдтман Г. (1956). Морфология пыльцы и систематика растений. М., ИЛ. — Beneš K. (1968). On the stainability of plant cell walls with alcian blue. Biol. Plantarum (Praha), 10, 5. — Bhandari N. N., Kishori R. (1971). Übish granules on tapetal membranes in anthers; rapid selective staining by spirit blue. Stain Technology, 46, 1. — Campbell D. H. (1897). A morphological study of *Najas* and *Zannichellia*. Proc. Calif. Acad. Sci., Bot., 1. — Fritzsche J. (1837). Ueber den Pollen. St.-Petersburg, gedruckt bei der Kais. Academie der Wissenschaften. Aus den Memoires de l'Acad. Imp. des Sc. de St.-Petersburg besonders abgedruckt, 3. — Guignard L. (1899). Le développement du pollen et la réduction chromatique dans le *Najas major*. Arch. Anat. microscop., 2. — Hofmeister W. (1861). Neue Beiträge zur Kenntniss der Embryobildung der Phanerogamen. 2. Monokotyledonen. Abhandl. Sächs. Ges. Wiss., 7. — Hršel I. (1960). Histochemisches Studium Golgi-ähnlicher Einschlüsse im Wurzelmeristem von *Fagopyrum*. Acta histochem. Suppl., 2. — Hršel I., Juráková J., Beneš K. (1960). Cytochemical and electron-microscopic investigation of the Golgi apparatus and Golgi-resembling inclusions in the root meristem of *Fagopyrum esculentum* Moench. Biol. Plantarum, 2, 4. — Johansen D. A. (1940). Plant microtechnique. New York—London, McGraw-Hill Book Company, Inc. — Magnus P. (1870). Beiträge zur Kenntniss der Gattung *Najas* L. Berlin, Druck und Verlag von Georg Reimer. — Magnus P. (1894). Ueber die Gattung *Najas*. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 12, 7. — Rogers A. W. (1967). Techniques of autoradiography. Amsterdam etc., Elsevier publishing company. — Schwanitz G. (1967a). Untersuchungen zur postmeiotischen Mikrosporogenese. 1. Morphogenese des *Ruppia*-Pollens. Pollen et Spores, 9, 1. — Schwanitz G. (1967b). Untersuchungen zur postmeiotischen Mikrosporogenese. 2. Vergleichende Analyse der Pollenentwicklung sub- und emers bluender Arten. Pollen et Spores,

9, 2. — Singh V. (1965). Morphological and anatomical studies in *Helobiae*. 3. Vascular anatomy of the node and flower of *Najadaceae*. Proc. Ind. Acad. Sci., B, 61, 2. — Strasburger E. (1882). Ueber den Bau und das Wachstum der Zellhäute. Jena, Verlag von Gustav Fischer. — Wodehouse R. (1935). Pollen grains. Their structure, identification and significance in science and medicine. New York—London, McGraw-Hill Book Company.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 12 XI 1981.

SUMMARY

Pollen morphology study in *Najas major* L. has been carried out with the aid of the light and scanning electron microscopes. It has been established for the first time that the pollen grains of this type are distal-monosulcate, 56 μm long, 40 μm wide, and possess 2-layered sporoderm. The exine is thin and net-like.

СООБЩЕНИЯ

УДК 581.524 : 582.865

Н. П. Гуричева, Н. Н. Измайлова, Н. Н. Слемнев, С. Лхагвасурэн

STELLERA CHAMAEJASME (*THYMELACEAE*) В СТЕПЯХ ВОСТОЧНОГО ХАНГАЯ[1]

N. P. GURICHEVA, N. V. IZMAILOVA, N. N. SLEMNEV,
S. LKHAGVASUREN. *STELLERA CHAMAEJASME* (*THYMELACEAE*)
IN THE STEPPES OF EASTERN KHANGAI

Stellera chamaejasme — один из характерных видов горных степных пастбищ восточного Хангая. Приводятся общие сведения об ареале вида, особенностях его аут- и синэкологии. Дается эколого-физиологическая характеристика.

Стеллера карликовая *Stellera chamaejasme* (*Thymelaceae* Adans.[2]) широко представлена в горных степях восточного Хангая, где довольно часто занимает доминирующее положение на обширных участках петрофитных пастбищ. Для территории МНР опубликованных материалов об этом растении очень мало. Имеются лишь краткие сведения об его экологии, общем распространении, хозяйственной значимости (Юнатов, 1950, 1954; Калинина, 1954; Грубов, 1955, 1963; Лавренко, 1970; Тихомирова и др., 1974; Карамышева, Банзрагч, 1977, и др.). Более полная информация об этом виде содержится в трудах сибирских ботаников (Рещиков, 1961; Горшкова, 1966, 1971; Лукина, Горшкова, 1979, и др.), изучавших его в степях Забайкалья, непосредственно примыкающих с севера к степям Монголии.

В указанных публикациях сведения о жизненной форме, ареале, фитоценотической роли, ядовитости этого растения часто весьма разноречивы. Это послужило одной из причин, побудивших авторов проследить роль стеллеры карликовой в сложении растительных сообществ и биоценозов в целом в условиях восточного Хангая, поскольку для данного региона опубликованных данных нет совсем, роль же этого растения весьма существенна.

Общая характеристика вида

Морфологические особенности. Стеллера карликовая — многолетнее растение со сложной надземно-подземной стеблевой частью и мощной корневой системой. Надземная часть представлена моноциклическими неветвистыми древеснеющими у основания травянистыми побегами, несущими верхушечные головчатые соцветия с розово-белыми цветками с довольно неприятным запахом. У хорошо развитых взрослых особей в среднем насчитывается до 30—50 (100) хорошо облиственных надземных побегов высотой до 20—25 см, растущих пучками по 3—5. Подземная часть представлена каудексом и системой разветвленных многолетних деревянистых побегов с почками возобновления. Стержневой деревянистый корень (до 150 см длиной[3]) сохраняется в течение

---

[1] Настоящее сообщение написано на основании материалов, собранных на горно-лесостепном стационаре Совместной Советско-Монгольской комплексной биологической экспедиции АН СССР и АН МНР в период 1971—1980 гг. (Госхоз Тэвшрулэх, Архангайский аймак, МНР).

[2] Редкое для МНР семейство: из 650 видов на территории МНР представлено лишь два — *Stellera chamaejasme* L. и однолетний вид *Diarthron linifolium* Turcz. (Грубов, 1955).

[3] Приведенная цифра взята из работы А. П. Полюшкина и А. А. Горшковой (1979).

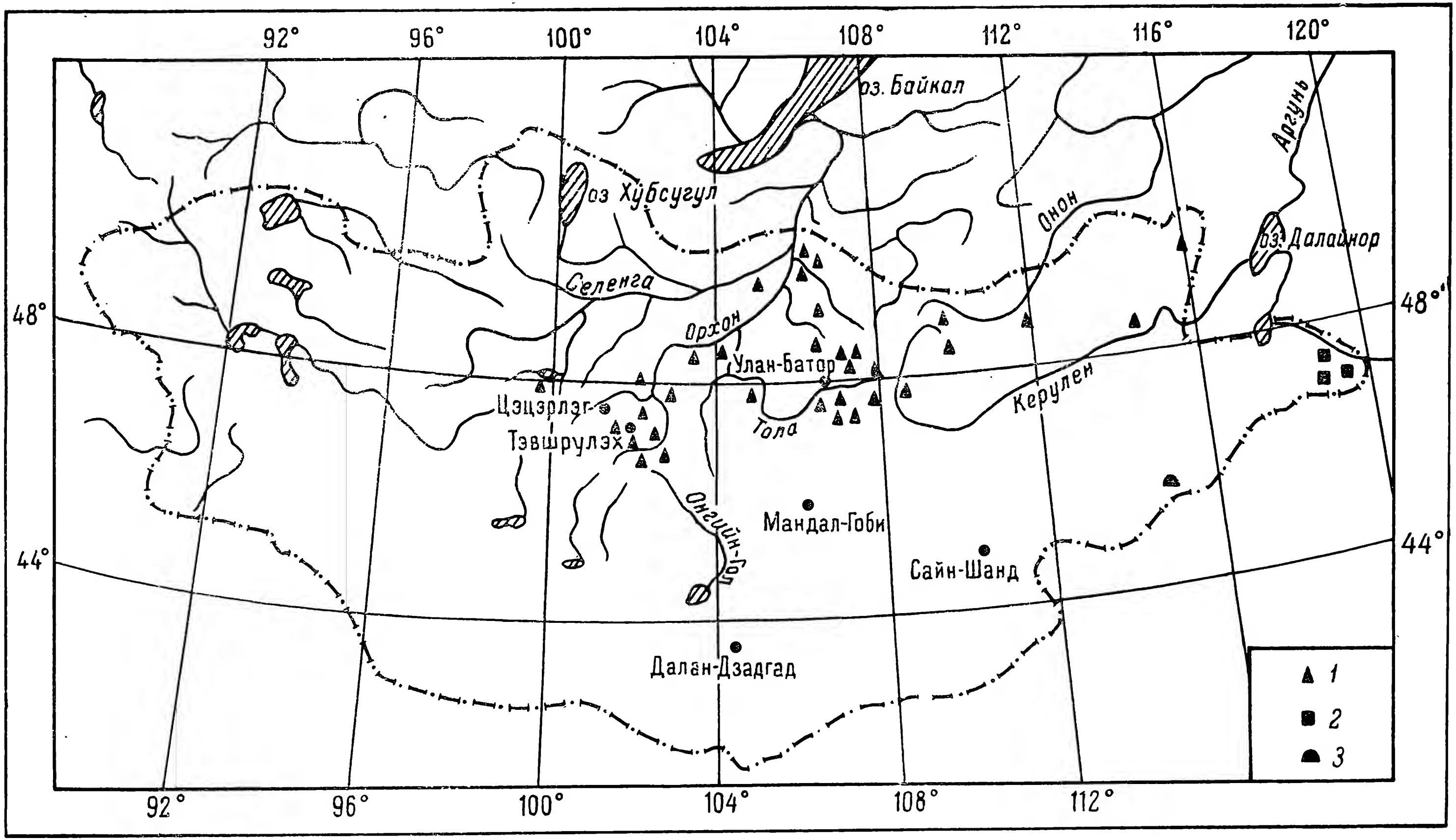


Рис. 1. Ареал *Stellera chamaejasme* в пределах МНР.

По материалам: *1* — Гербария БИН АН СССР, *2* — маршрутных исследований 1971 г. И. Н. Сафроновой (БИН АН СССР), *3* — маршрутных исследований 1980 г. И. А. Губанова (МГУ).

всей жизни растения. Начиная от каудекса он обычно веретенообразно утолщен. Длина этого утолщения, выполняющего роль своеобразного органа, запасающего питательные вещества и воду, может достигать 25—30 см (диаметр 3—4 см, вес до 0.5 кг). В среднем соотношение между весом надземных побегов, подземных многолетних стеблей и корней составляет для молодых вегетативных растений 1 : 0.6 : 5 (7), для взрослых генеративных — 1 : 2 (3) : 5 (6).[4] Размножается стеллера карликовая исключительно семенами. Прорастание семян происходит, вероятно, не каждый год. Общая продолжительность жизни растения около 30 лет.

По определению А. А. Горшковой (1966), стеллера карликовая относится к многолетним травянистым поликарпикам, длинностержнекорневым, безрозеточным. Однако в одной из последних работ этого автора отмечается, что стеллера карликовая «как бы представляет собой кустарник, многолетняя побеговая система которого целиком располагается в почве» (Лукина, Горшкова, 1979 : 44). На эту же особенность строения растения обратил внимание Sh. Kashyap (1930). П. Д. Ярошенко (1958 : 209) характеризует стеллеру карликовую как «степной полукустарничек». Наличие таких разноречивых суждений свидетельствует о том, что вопрос о жизненной форме этого растения еще нельзя считать решенным. По-видимому, этот вид занимает среди многолетних поликарпиков особое положение. Возможно, что его жизненная форма является переходной от полукустарничков к травам.

Ареал вида. В пределах МНР стеллера карликовая имеет сравнительно ограниченный ареал, приуроченный в основном к лесостепным районам горных поднятий северо-востока и востока страны (рис. 1).

В Восточном Хангае проходит западная граница распространения этого вида в МНР. На севере страны местонахождения стеллеры карликовой приурочены к долине р. Орхон (вплоть до границы с СССР). Очень широко вид представлен в горах Хэнтея и прилегающих к нему северо-восточных степных районах МНР. На востоке он найден в степях Прихинганья, а также на юго-востоке на границе с КНР (юго-восточная часть Сухэ-Баторского аймака [5]).

Северная граница общего географического ареала вида находится в пределах СССР в Забайкалье (степи Бурятии, Даурии), восточная часть — в Маньчжурии (бассейн р. Сунгари). Имеются единичные сборы из северной части п-ва Корея (окрестности Пхеньяна).[6] По Большому Хингану ареал протягивается в Китай, охватывает восточную часть Внутренней Монголии, а также провинции Цинхай, Шаньси, Шэньси, Хубэй, Ганьсу, Сычуань (западная часть), Юньнань, захватывает восточные и южные окраины Тибета. Юго-западная граница, вероятно, находится в Гималаях (Индия, провинции Гарвал, Кумаон) (гербарные коллекции БИНа АН СССР; Kashyap, 1930; «Флора СССР», 1949; Tsai, Lin, 1949; Юнатов, 1954; Грубов, 1955, 1963; «Флора Центральной Сибири», 1979; «Карта растительности Монгольской Народной Республики», 1979; Kitagawa, 1979). В пределах указанного ареала вид обычно встречается на щебнистых и каменистых субстратах склонов гор на высотах от 800—900 (Забайкалье) до 3000—4000 м (Тибет, Гималаи) над ур. м.

По Г. А. Пешковой (1972, цит. по: Лукина, Горшкова, 1979), стеллера карликовая является реликтом средиземноморской (миоцен-плиоценовой) флоры с восточно-азиатской приуроченностью ареала. Е. М. Лавренко (1970) относит этот вид к группе даурско-восточномонгольских. Следует, вероятно, расширить это определение. Учитывая имеющиеся указания на широкое распространение стеллеры карликовой в западной части собственно Китая и Тибете, ареал вида предварительно можно охарактеризовать как даурско-восточномонгольско-западнокитайско-восточнотибетский.[7]

---

[4] Учитывался запас корней (без мелкой фракции) в 60-сантиметровом слое почвы.

[5] По материалам маршрутных исследований 1980 г. И. А. Губанова (МГУ).

[6] Указание предварительное. Требуется подтверждение новыми, более полноценными сборами.

[7] В. И. Грубов при устной консультации предварительно назвал ареал стеллеры карликовой сибирско-монгольско-восточноазиатским. Для окончательного определения типа ареала этого вида необходимы специальные исследования с привлечением современных гербарных материалов из Китая, Тибета, Индии с учетом объема этого вида, принятого

Хозяйственная оценка вида. Большинство исследователей относят стеллеру карликовую к мало перспективным в сельскохозяйственном отношении растениям, засоряющим пастбища, и даже ядовитым (Ларин и др., 1956; Рещиков, 1961; Полюшкин, Горшкова, 1979, и др.). Однако в МНР случаи отравления скота этим растением не наблюдались (Юнатов, 1954). Надземная и подземная части стеллеры карликовой отлично поедаются мелкими дикими животными (пищухой даурской, полевкой китайской и др.), что свидетельствует о малой токсичности этого растения.

Химический анализ надземной фитомассы показал, что по кормовым достоинствам стеллера карликовая близка к полыни холодной, которая считается хорошим кормовым растением. Зеленая масса стеллеры карликовой богата жирами, сахарами; по содержанию протеина она превосходит злаки.[8] От поедания сельскохозяйственными животными ее, по всей видимости, спасает неприятный запах цветов.

Стеллера карликовая представляет интерес как лекарственное растение. Стебли и листья обладают послабляющим эффектом («Новые лекарственные растения. . .», 1946). В корнях обнаружены флаваноиды и кумарины (Тихомирова и др., 1974). В Китае из ее корней получен препарат стеллерин, тормозящий прорастание спор грибов и рост некоторых бактерий (Tsai, Lin, 1949). Из корней этого растения в Тибете готовят высококачественные сорта бумаги (Рещиков, 1961). А. А. Юнатов (1954) относит этот вид к перспективным декоративным растениям.

Особенности поведения стеллеры карликовой в степях восточного Хангая

Природные условия района исследований. Госхоз Тэвшрулэх, на территории которого проводились исследования, находится в предгорьях северного макросклона Хангая в его восточной части, относящейся в ботанико-географическом понимании к горной лесостепи (Лавренко, 1970).[9] Климат района континентальный, суровый. Зима морозная и малоснежная, весна и осень засушливы, лето влажное. Среднегодовая температура воздуха —0.1, среднеиюльская — 14, среднеянварская —16 °С. Среднегодовое количество осадков 338 мм, из них 70% выпадает за три летних месяца. Возможны годы с атмосферной и почвенной засухами. Характерно длительное и глубокое промерзание почв. На территории госхоза преобладают сопочные и низкогорные формы рельефа. Увеличение абсолютных высот местности идет с севера на юг от 1300 до 2500 м. В этом же направлении идет высотная дифференциация почвенно-растительного покрова: сухие караганово (*Caragana microphylla*)-тырсовые (*Stipa krylovii*, *S. sibirica*) степи на легких каштановых почвах (1300—1600 м); мелкодерновиннозлаковые (*Festuca lenensis*, *Koeleria cristata*, *Poa attenuata*) степи на темнокаштановых щебнистых почвах (1600—1700 м); луговые разнотравно (*Potentilla tanacetifolia*)-типчаково (*Festuca kryloviana*)-байкальскоковыльные (*Stipa baicalensis*) на контактно-луговых черноземах степи в сочетании с разнотравными лиственничниками по северным склонам (1700—1800 м); таежные травяно-кустарничковые и мохово-кустарничковые кедрово-лиственничные леса и злаково-разнотравные луга (1800—2500 м).

К настоящему времени из-за чрезмерного выпаса большинство степных сообществ стационара представляют собой антропогенные модификации коренных типов. Большое влияние на растительный покров оказывает жизнедеятельность диких животных, особенно мелких млекопитающих-землероев: Marmota sibirica, Ochotona daurica, Lasiopodomys brandtii, L. mandarinus и др.

Экологический ареал. По экотопическому диапазону стеллера карликовая является типичным гемистенотопом.[10] Положительно реагирует на

Е. Г. Победимовой во «Флоре СССР» (см.: Бот. материалы Гербария Бот. инст. АН СССР, 1950, 15 : 145—163).

[8] По данным К. И. Анисимовой (БИН АН СССР) и Б. Оюн (Институт ботаники АН МНР).

[9] Согласно схеме ботанико-географического районирования, предложенной Лавренко (1970), район расположен в Хангайской горно-лесостепной подпровинции Хангайско-Даурской горно-лесостепной провинции Центрально-Азиатской (Даурско-Монгольской) степной подобласти Евразиатской степной области.

[10], [11] Термины предложены Б. А. Юрцевым (1968).

увеличение увлажнения, но предпочитает хорошо дренированные субстраты и избегает сырых и засоленных местообитаний. Наиболее широко представлена на щебнистых и каменистых субстратах вершин и склонов гор, чаще всего на темнокаштановых малоразвитых почвах. Однако к петрофилам ее причислить нельзя, поскольку местами со значительным обилием она заходит также на песчаные и суглинистые субстраты. Правильнее ее относить к категории необлигатных петрофилов.

На свойственных для нее местообитаниях стеллера карликовая встречается в каждом из указанных выше высотных подразделений территории госхоза в диапазоне 1500—2000 м. Однако наибольшая активность [11] — широкое распространение при оптимальных значениях обилия и жизненности особей — наблюдается в диапазоне 1650—1800 м, т. е. в поясе луговых и частично горных мелкодерновинно-злаковых степей. Продвижение вида в соседние высотные ступени идет лишь по определенным местообитаниям. Так, в полосу сухих караганово-тырсовых степей она спускается преимущественно по склонам гор северных экспозиций; в пояс таежных лесов поднимается по теплым щебнистым местообитаниям (обычно это верхние открытые части склонов гор южных экспозиций).

Фенология. По циклу сезонного развития стеллера карликовая относится к раннелетне-среднелетним растениям. Ритм ее развития регулируется в начальные фазы развития температурным режимом, в последующие — динамикой влажности почвы. Наиболее ранние даты ее развития наблюдаются в полосе сухих степей. С подъемом в горы сроки фенологических фаз сдвигаются (запаздывают) и увеличивается их длительность.

Начало развития стеллеры карликовой обычно приходится на конец мая—первую декаду июня. Надземные побеги взрослых особей уже через 14—16 дней после появления достигают предельной величины и переходят в генеративное состояние. На участках с достаточным обилием это растение создает отчетливо выраженный аспект, т. е. в наиболее важный период развития занимает довольно обособленное во времени положение, образуя, по-видимому, самостоятельную синузию с раннелетним циклом цветения. Это особенно заметно в мелкодерновиннозлаковых сообществах, где вид создает единственный красочный аспект в период с 8—14 по 13—18 июня, и на петрофитноразнотравных участках в полосе луговых степей, но здесь сроки цветения несколько сдвинуты — с 16—21 июня по 26 июня—1 июля. Менее отчетливо это проявляется в более холодных байкальскоковыльных сообществах, где стеллера карликовая цветет с 27 июня по 2—14 июля одновременно с другими видами сообщества.[12] Заканчивает развитие она одной из первых — в конце августа—начале сентября. Листья быстро желтеют, опадают, остаются голые стебли, одревесневающие основания которых сохраняются в течение нескольких лет.

Эколого-физиологическая характеристика. Стеллере карликовой свойственны высокий уровень и широкий диапазон оводненности листьев — 53—85%, что сближает этот вид с мезофитами. Степень оводненности листьев зависит от влажности местообитаний. Наиболее высока она в байкальскоковыльном сообществе (64—83%), ниже — в петрофитноразнотравно-типчаковом (57—81%) и особенно — в мелкодерновиннозлаковом сообществе [13] (53—81%) (рис. 2). Изменения влажности листьев связаны с выпадением осадков и колебаниями содержания воды в почве. Они тем существеннее, чем суше и теплее местообитания. Отчетливо прослеживается способность растения регулировать свой водный запас при изменении условий существования. Стеллера карликовая относится к растениям с достаточно энергичным водным обменом. Для нее типична транспирация в диапазоне 0.2—0.6 г/г·ч (рис. 3). Характер транспирации подвижный и зависит от условий водообеспеченности вида. Амплитуды дневных и сезонных колебаний могут быть большими при неустойчивом и недостаточном водоснабжении, что имеет место во всех фитоценозах в засушливые периоды, а также в сообществах на границе экологического ареала вида (в полосе сухих караганово-тырсовых степей).

---

[12] Сроки цветения даны по наблюдениям З. Г. Буевич за 1971—1974 гг. (БИН АН СССР).

[13] Полное название сообществ, в которых проводились наблюдения, см. в подписи к рис. 2.

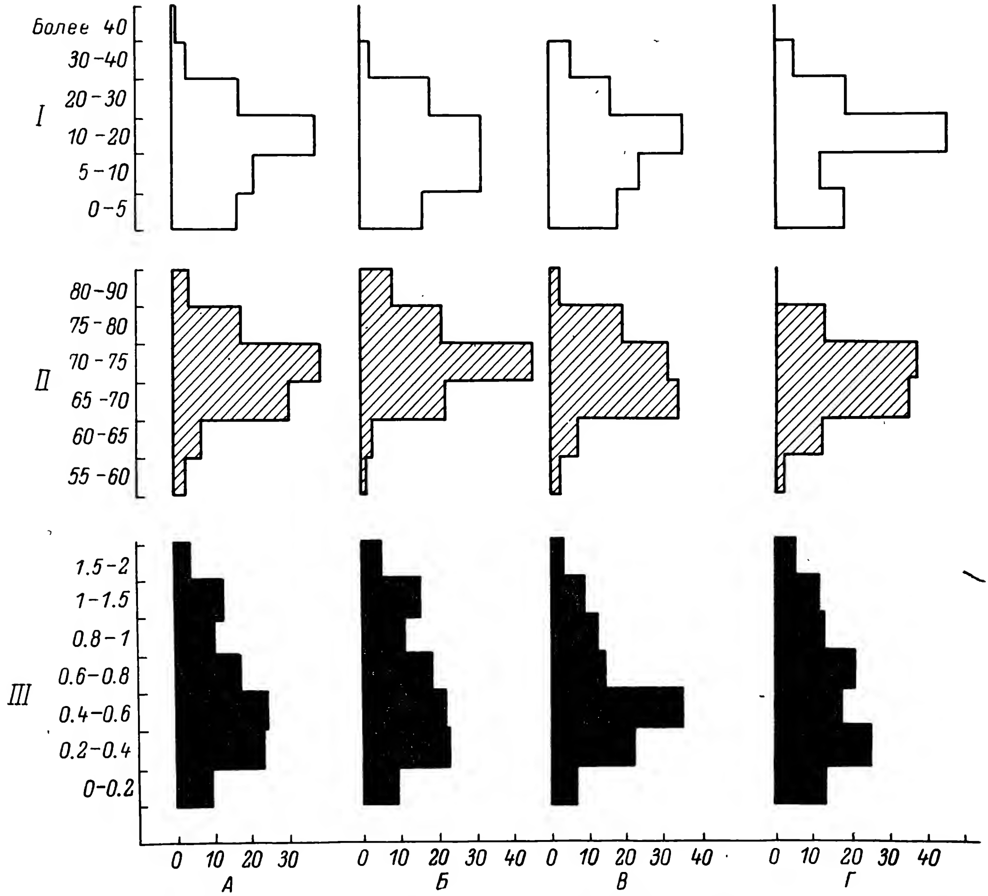


Рис. 2. Характеристика водного режима *Stellera chamaejasme* (МНР, Тэвшрулэх, 1971—1979 гг.).

По оси абсцисс — встречаемость значений показателей водного режима (процент от общего числа данных): *А* — в целом для восточного Хангая; *Б* — для разнотравно (*Potentilla tanacetifolia*)-типчаково(*Festuca kryloviana*)-байкальскоковыльного (*Stipa baicalensis*) сообщества (1715—1730 м над ур. м., почва черноземная контактно-луговая, количество доступной влаги в метровом слое почвы — 98 мм); *В* — для петрофитноразнотравно (*Arenaria capillaris*, *Arctogeron gramineum*, *Potentilla sericea*)-типчакового (*Festuca lenensis*) сообщества (1755—1760 м, почва темнокаштановая сильно скелетная маломощная, запас доступной влаги — 26 мм); *Г* — для петрофитноразнотравно (*Stellera chamaejasme*, *Bupleurum scorzonerifolium*, *Thymus gobicus*)-холоднополынно(*Artemisia frigida*)-мелкодерновиннозлакового сообщества (*Koeleria cristata*, *Poa attenuata*, *Cleistogenes squarrosa*) (1620 м, почва темнокаштановая щебнистая, запас доступной влаги — 68 мм); *по оси ординат* — показатели водного режима: *I* — водный дефицит (в процентах), *II* — содержание воды в листьях (в процентах к сырому весу), *III* — интенсивность транспирации (в г/г сыр. веса в ч).

Несмотря на интенсивную потерю воды в процессе испарения, недостаток влаги в листьях обычно невелик. Преобладание значений водного дефицита от 10 до 20% отмечено в мелкодерновинно-злаковом и петрофитноразнотравно-типчаковом сообществах, от 5 до 20% — в байкальскоковыльном (рис. 2). Сублетальный водный дефицит растения равен 61%. Первые признаки нарушения нормальной жизнедеятельности у побегов зафиксированы при 20° через 10 ч завядания. Необратимая остановка движения протоплазмы наступает через 14 ч при 33% содержания воды в тканях. Продлению устойчивости растений к необратимому обезвоживанию способствует запас воды в корнях (55—59% от сырого веса растения). Приведенные данные говорят о том, что стеллера карликовая потенциально может вынести сильное обезвоживание (до 61%), но только в течение кратковременного периода (14—16 ч). Такие моменты, по-видимому, очень редки: за 10 лет лишь в 1980 г. были дни, когда реальный водный дефицит приближался к уровню сублетального, в остальные годы преобладали низкие его значения. Это свидетельствует о том, что условия восточного Хангая достаточно благоприятны для вида.

Величина сосущей силы стеллеры карликовой составляет 8—28 атм. Во всех сообществах показатели близкие. Разница между годами по средним величинам

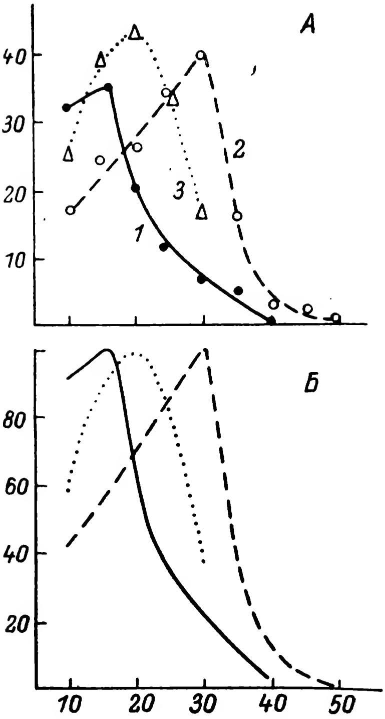


Рис. 3. Зависимость потенциальной интенсивности фотосинтеза *Stellera chamaejasme* от температуры.

Петрофитноразнотравно-холоднополынно-мелкодерновинно-злаковое сообщество (МНР, Тэвшрулэх, 1978 г. — данные Ш. Цоож). *По оси абсцисс* — температура, °С, *по оси ординат*: *А* — в мг CO_2 г·ч; *Б* — в процентах от максимума каждой кривой; *1* — 26 июня, *2* — 2—20 июля, *3* — 18 августа.

составляет 6—15 атм. Осмотическое давление клеточного сока — 9—29 атм. Характер сезонных и погодичных колебаний этого показателя аналогичен изменениям сосущей силы. Величина обоих показателей определяется в первую очередь условиями водоснабжения. Однако даже в крайних ситуациях осмотическое давление не поднимается выше 29 атм. Сходные данные по водному режиму стеллеры карликовой в сухих степях Забайкалья получены Горшковой (1966, 1971) и Л. Д. Копытовой (1974).

Таким образом, водный режим стеллеры карликовой в целом характеризуется высокой оводненностью тканей, энергичной транспирацией и быстрым расходом водных запасов, умеренным водным дефицитом, малыми величинами сосущей силы и осмотического давления клеточного сока. При ухудшении условий произрастания водообмен регулируется широкой изменчивостью интенсивности транспирации и оводненности тканей, запасами влаги в корнях. Однако возможность использовать воду подземных органов в силу низкой водоудерживающей способности ограничена и при длительных засухах существует опасность полного завядания надземных побегов растения. Высокие температуры и недостаточное увлажнение, очевидно, — основные факторы, ограничивающие распространение вида. Вероятно, поэтому уже в условиях мелкодерновинно-злаковых степей процессы жизнедеятельности растения протекают более напряженно. Об этом свидетельствуют также данные о его фотосинтетической активности.

Анализ зависимости фотосинтеза от температуры показал, что эта характеристика жизнедеятельности стеллеры карликовой проявляет широкую лабильность. Так, например, в июле 1972 г. температурный оптимум потенциальной интенсивности фотосинтеза (ПИФ) и видимой интенсивности фотосинтеза (ВИФ) составил 16, 20 и 24° соответственно в петрофитноразнотравно-типчаковом, байкальскоковыльном и мелкодерновиннозлаковом сообществах. Более того, температурный оптимум ПИФ способен сдвигаться с 16 до 30° и в пределах одного местообитания на протяжении вегетационного периода (рис. 3). Эти сдвиги коррелируют с динамикой температуры в приземном слое воздуха, но диапазон между оптимальной и максимальной температурами для фотосинтеза очень узок и составляет примерно 10° (рис. 3). Стеллера карликовая отличается от других видов восточного Хангая очень ограниченным интервалом температур (5—40°), при которых возможен положительный баланс углерода. Фотосинтетическая способность и продуктивность фотосинтеза высокие. В разные годы и в разных местообитаниях максимальная ПИФ колеблется от 39 до 96 мг CO_2/г·ч. Максимальная ВИФ достигает 17—25 мг CO_2/г·ч, а дневная продуктивность поглощения CO_2 — 129—136 мг/г·день. В зависимости от условий местообитания величины максимальных ПИФ и ВИФ различаются в 1.5 раза. Максимальная дневная продуктивность фотосинтеза у стеллеры карликовой в разных сообществах сходна. Но степень реализации максимальной фотосинтетической способности (отношение среднего сезонного максимума фотосинтеза к абсолютному) различается достаточно сильно. Так, например, в 1972 г. в петрофитноразнотравно-типчаковом и байкальскоковыльном сообществах степень реализации максимальной ПИФ составила 76, в мелкодерновиннозлаковом — 70%, а в 1974 г. снизилась до 62 в байкальскоковыльном и до 42% в мелкодерновиннозлаковом. Причиной этого является, вероятно, различная влажность почвы.

Таким образом, в эколого-физиологическом отношении стеллера карликовая — умеренно пластичный вид, нормальная жизнедеятельность которого возможна в строго определенном диапазоне гидротермических условий.

Синэкология вида. Указанные выше особенности позволяют стеллере карликовой играть довольно активную роль в сложении растительного покрова лесостепного стационара. С разным обилием (от cop до un) она встречается в составе 56 ассоциаций или их вариантов. В основном это степные полидоминантные сообщества, относящиеся к типчаковой, мелкодерновиннозлаковой, тонконоговой, крыловскоковыльной, байкальскоковыльной формациям, значительные площади которых приурочены к высотам 1600—1800 м. С небольшим обилием (sol) стеллера карликовая отмечена также в сообществах остепненных злаковоразнотравных с *Iris ruthenica* лугов, в зарослях кустарников (*Dasiphora fruticosa*) и в разреженных лиственничных лесах.

Геоботанические материалы свидетельствуют о том, что стеллера карликовая по своей природе в условиях горных степей восточного Хангая является типичным ассектатором (Лавренко, 1959). На оптимальных для нее местообитаниях, мало затронутых деятельностью человека, независимо от типа сообщества это растение встречается обычно с отметкой обилия sp, что соответствует истинному покрытию в 1.5—2% и относительной доли в общем проективном покрытии менее 4%. Изменение обилия в сторону увеличения или уменьшения на типичных для вида местообитаниях почти всегда связано с деятельностью человека или животных-фитофагов, т. е. имеет вторичный (по отношению к популяции [14] стеллеры карликовой) характер. Так, на выпасаемых участках обилие ее может достигать отметки cop_2. Объяснение этому надо искать, вероятно, в биолого-морфологических особенностях вида (непоедаемость для скота, заглубленность в почву почек возобновления, большой запас спящих почек и пр.), позволяющих растению хорошо переносить последствия высокой пастбищной нагрузки без ущерба для процессов возобновления. Вероятно, имеет значение, особенно для выживания всходов, и заметное уменьшение конкуренции в результате выпадения видов, не приспособленных к выпасу.

Как правило, вторичное доминирование стеллеры карликовой сопровождается снижением общей жизненности растений (уменьшаются высота надземных побегов, вес) и относительным увеличением числа старых особей. Это свидетельствует о том, что вторичное доминирование, проявляющееся в ходе пастбищных сукцессий, в биологическом плане не совсем благоприятно для вида, так как ведет к общему необратимому старению ценопопуляции. Иными словами, доминирование не всегда показатель оптимальных условий для самого вторичного доминанта, о чем свидетельствует также напряженный ход эколого-физиологических процессов у стеллеры карликовой в полосе мелкодерновиннозлаковых степей, где наблюдается ее вторичное доминирование.

Снижение же численности растения на типичных для него участках почти всегда связано с влиянием животных-фитофагов, особенно с жизнедеятельностью китайской полевки — стенофага, питающегося преимущественно корнями этого растения (выгрызает внутреннюю часть веретенообразного утолщения главного корня). Наиболее отчетливо влияние животных проявляется в местах их поселений, особенно в период подъема численности грызунов. При расселении молодняка (август—начало сентября) локальное обилие стеллеры карликовой может сократиться с cop до un с общим уменьшением массы вида уже в первую половину августа на 12—16, а к концу расселения — на 50% и более вплоть до полного уничтожения всех взрослых особей. Поскольку деятельность грызунов обычно приурочена к местам наибольшего скопления стеллеры карликовой, т. е. пастбищным территориям со вторичным ее доминированием, можно сказать, что в процессе жизнедеятельности грызунов идут снижение численности пастбищных ценопопуляций стеллеры карликовой и их омоложение за счет гибели взрослых особей, что в конечном итоге приводит к формированию мозаично-разновозрастных ценопопуляций. Выбирая генеративные особи, грызуны тем самым сокращают и будущий запас семян, а следовательно, и число возможных всходов. Результативность зоогенной регуляции численности, возрастного состава и структуры популяции стеллеры карликовой находится в прямой зависимости от циклических колебаний численности самих животных. Надо отметить, что экологические и географические ареалы стеллеры карликовой и китайской полевки в общих чертах сходны,[15] это дает основание предположить, что отмеченная взаимосвязь этих видов не случайна.

---

[14] Под популяцией понимается совокупность особей вида на определенной территории, в данном случае на территории лесостепного стационара. Ценопопуляция — совокупность особей вида в сообществе.

Таким образом, в целом популяция стеллеры карликовой на территории лесостепного стационара вторично неоднородна, но, вероятнее всего, на большей части экологического ареала имеющиеся различия не выходят за рамки возможных вариантов одного нормального типа популяции (Уранов, 1976; Работнов, 1978), в разной степени скорректированного выпасом и деятельностью фитофагов.

Участие вида в сложении растительного покрова в большой степени определяется его конкурентной мощностью. В зависимости от присущей виду конкурентной мощности растения ведут себя, если пользоваться понятиями, предложенными Л. Г. Раменским (1938), как виоленты, патиенты, эксплеренты. Эти типы поведения («стратегия жизни» видов, по Т. А. Работнову, 1980) подробно разобраны в геоботанической литературе. Нам представляется, что по своей природе стеллера карликовая в конкурентном отношении относится к нейтральным видам, экологическая ниша которых не «затрагивает чужих интересов» и не особенно страдает от вмешательства соседей (нет критического перекрывания экологических ниш). Надземные побеги стеллеры карликовой почти всегда приурочены к II подъярусу травяного яруса степных сообществ, но корни ее проникают на значительно большую глубину, чем большинства других растений этого же подъяруса (Полюшкин, Горшкова, 1979). Это свидетельствует об известной пространственной изоляции ценопопуляции стеллеры карликовой. Глубокая корневая система с запасами воды и пластических веществ дают ей возможность переносить, нормально вегетируя, периоды недлительных (но со значительным дефицитом влаги в почве и высокими температурами воздуха) засух, обычных для этих мест, когда многие виды, ее окружающие, приостанавливают свое развитие. На самостоятельность экологической позиции стеллеры карликовой указывают и данные фенологического развития, разобранные выше. Подтверждается это и фактом вторичного доминирования стеллеры карликовой, когда этот вид при выпадении других составляет самостоятельный верхний полог. Судя по этим косвенным показателям, можно думать, что стеллера карликовая образует в горных степях на щебнистых местообитаниях самостоятельную синузию, относительно независимую от влияния фитосреды, хорошо приспособленную к сезонной динамике природных режимов лесостепной полосы стационара.

По-видимому, подобный тип поведения присущ видам полидоминантных степных сообществ, построенных большей частью по принципу комплементарности (не эдификаторности).

Таким образом, в условиях горной лесостепи восточного Хангая стеллера карликовая в фитоценотическом (синэкологическом) отношении является одним из основных компонентов степных (петрофитноразнотравных) сообществ, образующих относительно самостоятельную синузию. В фитоценотипическом отношении вид является ассектатором со вторичным доминированием на пастбищах (дегрессивным доминантом). Одним из главных факторов нормального существования популяции в условиях характерного для этих мест интенсивного выпаса является деятельность китайской полевки — стенофага, трофически связанного с видом в парциальную экосистему, в процессе функционирования которой идет своеобразная регуляция численности и возрастного состава популяции стеллеры карликовой, с одной стороны, и детерминирование процессов расселения популяции грызунов — с другой.

Все вышесказанное позволяет сделать следующее общее заключение.

---

[15] Устное сообщение П. П. Дмитриева (МГУ).

Стеллера карликовая — горно-лесостепной вид с даурско-восточномонгольско-западнокитайско-восточнотибетским типом ареала. В биолого-морфологическом отношении это длинностержнекорневой полутравянистый многолетний поликарпик с раннелетне-среднелетним циклом развития. В условиях лесостепного стационара проявляет себя как гемистенотоп, необлигатный петрофил, предпочитающий щебнистые местообитания открытых склонов нежарких экспозиций. В эколого-физиологическом отношении — мезоксерофит, для нормального хода физиологических процессов которого требуются достаточное водоснабжение и умеренный температурный режим.

В эколого-фитоценотическом отношении — петрофильно-степной вид с оптимумом в сообществах петрофитных вариантов луговых степей. Индифферентный ассектатор со вторичным доминированием на пастбищах, образующий самостоятельную синузию с раннелетним циклом цветения. Наибольшая активность вида наблюдается в полосе луговых и частично мелкодерновиннозлаковых степей в диапазоне высот 1650—1800 м. Деятельность животных-стенофитофагов может вызвать вторичное снижение активности вида, вплоть до его полного исчезновения в местах поселения животных. Этот процесс имеет флуктуационный характер.

В результате антропогенного и зоогенного влияний популяция стеллеры карликовой характеризуется сукцессионно-флуктуационной динамикой, следствием которой является неоднородность (мозаичность) ее горизонтальной структуры и возрастного состава.

В целом популяцию надо признать нормальной стабильной (равновесной), защищенной от губительных флуктуаций среды некоторым запасом воды и питательных веществ в корнях растений и укороченным циклом сезонного развития, приуроченным к наиболее благоприятным в отношении гидротермического режима периодам. Неблагоприятные последствия пастбищной нагрузки уравновешиваются деятельностью грызунов-фитофагов, ограничивающих рост численности ценопопуляций стеллеры карликовой периодическим локальным уничтожением генеративно зрелых особей.

Сказанное свидетельствует о том, что стеллера карликовая является среднепластичным видом, достаточно хорошо адаптированным к условиям горных степных биогеоценозов восточного Хангая в диапазоне высот 1500—2000 м. Для окончательного суждения о роли стеллеры карликовой в функционировании степных биогеоценозов МНР нужны специальные исследования в различных частях ее ареала.

ЛИТЕРАТУРА

Горшкова А. А. (1966). Биология степных пастбищных растений Забайкалья. М., Наука. — Горшкова А. А. (1971). Экология водного режима степных растений Забайкалья. В кн.: Экология флоры Забайкалья. Иркутск, Наука. — Грубов В. И. (1955). Конспект флоры Монгольской Народной Республики. Тр. Монгольской комиссии АН СССР, 67. — Грубов В. И. (1963). Ботанико-географическое районирование Центральной Азии. В кн.: Растения Центральной Азии, 1. М.; Л., Изд. АН СССР. — Калинина А. В. (1954). Стационарные исследования пастбищ Монгольской Народной Республики. Тр. Монгольской комиссии АН СССР, 60. — Карамышева З. В., Банзрагч Д. (1977). О некоторых ботанико-географических закономерностях Хангая в связи с его районированием. В кн.: Растительный и животный мир Монголии. Биологические ресурсы и природные условия Монгольской Народной Республики, 7. Л., Наука. — Карта растительности Монгольской Народной Республики. (1979). М. 1 : 1 500 000. М., ГУГК. — Копытова Л. Д. (1974). Запас воды в степных сообществах Забайкалья и ее расходы на транспирацию. Автореф. канд. дис. Иркутск. — Лавренко Е. М. (1959). Основные закономерности растительных сообществ и пути их изучения. В кн.: Полевая геоботаника. 1. М.; Л., Изд. АН СССР. — Лавренко Е. М. (1970). Провинциальное разделение Центральноазиатской подобласти степной области Евразии. Бот. ж., 55, 12. — Ларин И. В., Агабабян Ш. М., Работнов Т. А., Ларина В. К., Касименко М. А., Любская А. Ф. (1956). Кормовые растения сенокосов и пастбищ СССР, 3. М.; Л., Сельхозгиз. — Лукина И. А., Горшкова А. А. (1979). Продолжительность формирования почек возобновления и малый цикл развития побегов. В кн.: Биоморфология и продуктивность степных растений Забайкалья. Новосибирск, Наука. — Новые лекарственные растения Сибири и их лечебные препараты. (1946). Томск, Изд. Зап.-Сиб. фил. АН СССР. — Полюшкин А. П., Горшкова А. А. (1979). Способность пастбищных растений к повторному отрастанию. В кн.: Биоморфология и продуктивность степных растений Забайкалья. Новосибирск, Наука. — Работнов Т. А. (1978). Фитоценология. М., МГУ. — Работнов Т. А. (1980). Некоторые вопросы изучения автотрофных растений как компонентов наземных биогеоценозов. Бюл. МОИП, отд. биол., 85, 3. — Раменский Л. Г.

(1938). Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М., Сельхозгиз. — Рещиков М. А. (1961). Степи западного Забайкалья. М., Изд. АН СССР. — Тихомирова Л. И., Маркова Л. П., Тумба Х., Кузнецова Г. А. (1974). Кумарины из *Stellera chamaejasme* L. Химия природных соединений, 3. — Уранов А. А. (1975). Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов. Научные доклады высшей школы, биол. науки, 2. — Флора СССР. (1949). 15. М.; Л., Изд. АН СССР. — Флора Центральной Сибири (1979). 2. Новосибирск, Наука. — Юнатов А. А. (1950). Основные черты растительного покрова Монгольской Народной Республики. Тр. Монгольской комиссии АН СССР, 39. — Юнатов А. А. (1954). Кормовые растения пастбищ и сенокосов Монгольской Народной Республики. Тр. Монгольской комиссии АН СССР, 56. — Юрцев Б. А. (1968). Флора Сунтар-Хаята. Проблемы истории высокогорных ландшафтов северо-востока Сибири. Л., Наука. — Ярошенко П. Д. (1958). Лесостепь советского Дальнего Востока и прилегающих районов северо-восточного Китая. Вопросы сельского и лесного хозяйства Дальнего Востока, 2. — Kashyap Shiv Ram. (1930). *Stellera chamaejasme* Linn. J. Bot. Soc., 9. — Kitagawa Mas. (1979). Neo-Lineamenta florae Manshuricae. Cramer. — Tsai Y. S., Lin C. K. (1949). An antibiotic substance from the root of *Stellera chamaejasme* L. In: The Chinese J. of Agriculture, 1, 1.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР
Ленинград,
Институт ботаники АН МНР
Улан-Батор

Получено 16 X 1981.

УДК 581.84 : 551.782.1 (571.63)

Н. И. Блохина

ДВА ВИДА ХВОЙНЫХ ИЗ МИОЦЕНА РЕТТИХОВКИ (ЮЖНОЕ ПРИМОРЬЕ), УСТАНОВЛЕННЫХ ПО УГЛЕФИЦИРОВАННОЙ ДРЕВЕСИНЕ

N. I. BLOKHINA. TWO SPECIES OF CONIFERS FROM THE MIOCENE OF RETTIKHOVKA (SOUTHERN PRIMORYE), DETECTED BY THE CARBONIFEROUS WOOD

Описаны два вида хвойных — *Cupressinoxylon cupressoides* sp. nov. (Cupressaceae) и *Laricioxylon rettikhovicum* sp. nov. (Pinaceae). Новый вид формального рода *Laricioxylon* ксилотомически очень похож на *Larix griffithii. Cupressinoxylon cupressoides* — типичный представитель миоценовых флор.

Реттиховское буроугольное месторождение расположено на южных отрогах хребта Синего в 4 км северо-восточнее ст. Реттиховка и 50 км западнее г. Арсеньева (Приморский край). Месторождение приурочено к юго-восточной части Ханкайского срединного массива и представляет собой небольшую межгорную эрозионно-тектоническую депрессию площадью около 2 км^2, состоящую из двух мульд, которые разделены невысоким поднятием пород фундамента и выполнены континентальными отложениями неогена мощностью 150—200 м. Наиболее полно разрез изучен в Восточной мульде, так как с нею связана промышленная угленосность месторождения.

В основании разреза — делювиально-аллювиальные образования, залегающие на коре выветривания докайнозойских пород. Выше — комплекс озерно-болотных фаций с маломощными и малочисленными прослойками углистых сланцев и бурых углей. Затем идет мощный пласт бурых углей — южный (главный объект угледобычи), который перекрывается надугольной толщей, представляющей палеоботанический интерес. Толща сложена конгломератами, гравелитами, разнозернистыми кварцевыми песчаниками с галькой осадочных и изверженных пород, алевролитами, туфоалевролитами, туфодиатомитами, линзами угля и лигнита. Общая мощность надугольной толщи в Восточной мульде — 69 км (Климова и др., 1977).

Детальным изучением ископаемой флоры Реттиховского буроугольного месторождения начали заниматься сравнительно недавно. Вначале устанавливался олигоценовый (Бурьянова, Неволина, 1962), затем — миоценовый («Геология месторождений. . .», 1973) возраст отложений. В результате послойного изучения листовых отпечатков с восточного участка месторождения Р. С. Климова (1975; Климова и др., 1977) пришла к выводу о ранне-среднемиоценовом возрасте реттиховской флоры. Характерным для этой флоры являются преобладание широколиственных теплоумеренных древесных растений, имеющих аналоги среди современных растений Южного Приморья, Японии, Китая, Корейского п-ова и Северной Америки, а также значительное участие хвойных и наличие вечнозеленых и субтропических форм (Климова и др., 1977). В. А. Красилов и Т. М. Алексеенко (1977) разделили реттиховские тафоценозы на две отчетливо обособленные группы. В первой преобладают представители рода *Metasequoia*. Она иногда образует в песчаниках сплошные «листовые кровли» с небольшой примесью двудольных. По мнению Красилова, метасеквойя доминировала в пойменных лесах и являлась здесь основным углеобразователем. Во второй группе остатки метасеквойи тоже многочисленны, но они сочетаются с разнообразными другими хвойными и с двудольными. Климова (1975) также указывала на большое участие хвойных в этом сообществе. Она описала *Metasequoia disticha* (Heer) Miki, *Sequoia langsdorfii* (Brongn.) Heer, *Glyptostrobus europaeus* (Brown.) Ung., *Cryptomeria protojaponica* Klimova, *Cunninghamia protokonishii* Tanai et Onoe, *Pinus miocenica* Tanai, *P. palaeopentaphylla* Tanai et Onoe, *Picea* sp., *Larix* sp.

Среди двудольных здесь доминировали виды родов *Castanea*, *Betula*, *Quercus*, обычными были *Salix miosinica* Hu et Chaney и *Carpinus subcordata* Nath., из редких — *Magnolia miocenica* Hu et Chaney, *Fagus protojaponica* Suz., *Quercus furuhjelmii* Heer, *Alnus miojaponica* Tanai, *Corylus macquarrii* (E. Forbes) Heer, *Engelhardtia brongniartii* Sap., *Zelkova ungeri* (Ettingsh.) Kov., *Acer* cf. *subpictum* Sap., *Phellodendron* sp., *Tilia protojaponica* Endo (Красилов, Алексеенко, 1977). Как предполагают авторы, это остатки не только поймы, но и нижнего пояса склонов, причем последние даже преобладают. В целом состав этого сообщества свидетельствует о высокой влажности климата. Из установленных Климовой (1975) хвойных к числу обычных родов этого сообщества относятся *Metasequoia* и *Cryptomeria*, несколько реже встречается *Pinus*, остальные относительно редки, а *Larix* и *Picea* описаны по единичным экземплярам. По остаткам ископаемых древесин для этого сообщества установлены виды *Cupressinoxylon cupressoides* Kräusel (*Cupressaceae*) и *Laricioxylon rettikhovicum* Blokhina (*Pinaceae*). Необходимо отметить, что кипарисовые Климова (1975) не приводит, но они имеются в коллекции Красилова и Алексеенко (устное сообщение), хотя еще не описаны. Таким образом, изучение ископаемых древесин позволило дополнить видовой состав реттиховской флоры, а также подтвердить присутствие кипарисовых и лиственницы.

Вид *Cupressinoxylon cupressoides* известен сейчас из миоценовых отложений Южного Приморья (СССР), Силезии (ПНР) и ФРГ, что позволяет рассматривать его как характерный миоценовый вид, возможно, имеющий определенное значение для стратиграфии.

Род *Cupressinoxylon* Goepp., 1850

Cupressinoxylon cupressoides Kräusel
(рис. 1, *1—10* — см. вклейку)

1920. *Cupressinoxylon cupressoides* Kräusel. Nachträge zur Tertiärflora Schlesiens, Tl. II, Braunkohlenholzer. Jahrb. Preuss. Geol. L.—A., f. 1918, Bd. 39, Tl. I, Hf. 3, s. 427—429, pl. XXIX, fig. 2, 3, pl. XXX, fig. 3, pl. XXXVIII, fig. 4.

1957. *Cupressinoxylon cupressoides* Schönfeld. Ein pilzkranker Stamm von *Cupressinoxylon cupressoides* Kräusel aus der hessischen Braunkohle. Senck. Lethaea, Bd. 38, N 1—2, s. 109—119, pl. III.

1959. *Cupressinoxylon cupressoides* Ганешин, Шилкина. Ископаемая древесина *Cupressinoxylon cupressoides* Kräusel в осадках суйфунской свиты (Южное Приморье). ДАН СССР, т. 126, № 1, с. 132—133, рис. 4.

Материал. БПИ ДВНЦ АН СССР, колл. № 4, экз. №№ 15, 16. Два сильно обугленных, сравнительно плотных обломка древесины черного цвета размером 4×2×1.5 и 3.5×2×1 см соответственно. Описание анатомического строения древесины дано по экз. № 15, имеющему лучшую сохранность.

Описание. Сохранность материала недостаточно хорошая. Сильное смятие древесины не позволяет установить границы годичных слоев и форму трахеид на поперечном срезе. Древесина состоит из трахеид, лучевой и древесинной паренхимы и клеток эпителия смоляных ходов.

Поровость радиальных стенок трахеид ранней древесины однорядная и двурядная, последняя из-за плохой сохранности материала выражена слабо и ее не удалось сфотографировать. Однорядные поры округлой и овальной вытянутой горизонтально формы, с включенным округлым и овальным отверстием соответственно; располагаются поры свободно и сближенно, занимая $^1/_3$—$^2/_3$, иногда почти всю ширину стенки трахеиды (рис. 1, *1*, *2*). Двурядные поры округлые и слегка овальные, с включенным округлым и овальным горизонтально вытянутым отверстием соответственно, расположенные супротивно, но, как отмечалось выше, они видны очень плохо. В поздней древесине на радиальных стенках трахеид наблюдаются однорядные округлые поры, занимающие почти всю ширину стенки трахеиды, располагающиеся свободно и сближенно, с включенным округлым отверстием, но сохранность пор плохая и их не удалось сфотографировать. На тангентальных стенках трахеид поровость обильная. Поры небольшие, округлой и овальной формы, но в обоих случаях с включенными косыми отверстиями, местами выходящими за окаймления пор; располагаются поры в одном или двух рядах, в последнем случае — очередно или даже почти супротивно (рис. 1, *4*). Древесинная паренхима очень обильная, диффузная, заполненная содержимым, в основном с узелковыми (1—4 узелка) и гладкими поперечными стенками (рис. 1, *3*).

Лучи многочисленные, однорядные, иногда с одним двурядным слоем. Высота лучей 1—17 клеток (чаще в пределах 10). Срединные клетки лучей довольно крупные, обычно округло-прямоугольные, вытянутые вдоль луча или округло-квадратные; краевые клетки лучей по высоте не уступают срединным, но имеют округло-треугольную форму (рис. 1, *5*). Горизонтальные и тангентальные стенки лучевых клеток пористые.

Вертикальные смоляные ходы травматического происхождения, располагаются они не во всех годичных слоях, лежат очень тесно друг к другу, часто смыкаясь, и тянутся в виде цепочки на значительном расстоянии (рис. 1, *6*). Клетки эпителия их сильно разрушены. Горизонтальные смоляные ходы полностью отсутствуют.

На полях перекреста в ранней древесине обычно 1—2 округлые купрессоидные поры, расположенные одна над другой, по диагонали или в одном горизонтальном ряду; иногда наблюдаются 3 поры в беспорядочном расположении и только в краевых клетках лучей местами встречается до 4 пор в двух горизонтальных рядах (рис. 1, *7—10*). В поздней древесине на полях перекреста обычно 1, реже — 2 поры, расположенные одна над другой или по диагонали.

Замечания. Наличие купрессоидной поровости полей перекреста в сочетании с обильной древесинной паренхимой позволяет отнести изученную древесину к формальному роду *Cupressinoxylon*, включающему все ископаемые древесины сем. *Cupressaceae* (Vaudois, Prive, 1971).

По анатомическому строению исследованная древесина очень близка к типовым экземплярам *Cupressinoxylon cupressoides*, впервые описанным R. Kräusel (1920) из миоценовых бурых углей Силезии, хотя в определителе, составленном для ископаемых древесин (Kräusel, 1949), для этого вида указывается только одна-две поры на полях перекреста, тогда как описанная нами древесина имеет местами 3, изредка 4 поры.

Близка исследованная древесина и к экземплярам *C. cupressoides*, описанным E. Schönfeld (1957) из миоценовых бурых углей ФРГ.

И. А. Шилкина приводит *C. cupressoides* из миоценовых отложений пос. Кипарисово в Южном Приморье (Ганешин, Шилкина, 1959). Эти экземпляры также сходны с реттиховскими. Их объединяет наличие однорядных и двурядных супротивно расположенных пор на радиальных стенках трахеид ранней древесины, обильной древесинной паренхимы с гладкими и узелковыми поперечными стенками, однорядных лучей с пористыми стенками, вертикальных смоляных ходов травматического происхождения и характер поровости полей перекреста. Правда, Шилкина отмечает присутствие на полях перекреста до

3 пор, а у изученной древесины изредка наблюдается 4 поры, но лишь в краевых клетках лучей. Кроме того, у реттиховской древесины лучи ниже и развиты поры на тангентальных стенках трахеид, которые не видны у древесины из Кипарисово, возможно, из-за недостаточно хорошей сохранности материала.

Описанный P. Greguss (1967) *C. cupressoides* Greguss из миоцена Венгрии (более поздний омоним названия, данного Kräusel), несмотря на некоторое сходство с исследованной древесиной в поровости радиальных стенок трахеид, числе пор на полях перекреста, высоте лучей, наличии обильной древесинной паренхимы с гладкими и узелковыми поперечными стенками и травматических вертикальных смоляных ходов, имеет существенные отличия от изученной древесины. В описании Greguss (1967) приводит на поле перекреста обычно 2—3 округлые неотчетливо таксодиоидные поры. Поровость радиальных стенок трахеид в основном однорядная, двурядные супротивные поры встречаются редко. Лучи более низкие, преимущественно 1—8 клеток в высоту (иногда до 10 клеток), причем с гладкими горизонтальными и тангентальными стенками. Интересная особенность этой древесины — лучи проходят не перпендикулярно к трахеидам, а под углом 70—75°. Кроме того, на стенках трахеид наблюдается спиральная штриховатость.

N. Vaudois и C. Prive (1971) после ревизии ископаемых древесин сем. *Cupressaceae* отметили близость *C. cupressoides* Greguss к *Chamaecyparioxylon polonicum* (Kräusel) Chudajb. Того же мнения придерживается и автор данной статьи.

Геологическое и географическое распространение. Ранний-средний миоцен, Приморский край, Реттиховское буроугольное месторождение; миоцен, буроугольные отложения Силезии и ФРГ.

Род *Laricioxylon* Greguss, 1967

Laricioxylon rettikhovicum Blokhina sp. nov.

(рис. 2, *1—13* — см. вклейку)

Название вида дано по названию пос. Реттиховка.

Диагноз. Поровость радиальных стенок трахеид однорядная и двурядная супротивная. Поры на тангентальных стенках трахеид отсутствуют. Поперечные стенки клеток древесинной паренхимы с 3—4 узелками, реже — гладкие. Лучи однорядные с двурядными участками до 4—6 клеток. Высота лучей 1—23 клетки. Вертикальные смоляные ходы с 9—12 толстостенными клетками эпителия. Горизонтальные смоляные ходы с 7—10 толстостенными клетками эпителия, располагаются в дву- и трехрядных лучах с неравными однорядными окончаниями: короткое состоит из 1—4, длинное — из 4—8 клеток. На полях перекреста 2 небольшие купрессоидного типа поры, иногда напоминающие таксодиоидные, расположенные в одном горизонтальном ряду или по диагонали.

Голотип. БПИ ДВНЦ АН СССР, колл. № 4, holotypus — экз. № 3, Приморский край, пос. Реттиховка, буроугольное месторождение; ранний—средний миоцен.

Описание. Сохранность материала довольно посредственная. Годичные слои выражены, но из-за сильного смятия древесины границы их и форму трахеид на поперечном срезе не установить. Древесина состоит из трахеид, лучевых трахеид, лучевой и древесинной паренхимы и клеток эпителия смоляных ходов.

Поровость радиальных стенок трахеид ранней древесины однорядная и двурядная, но на препаратах видна плохо из-за посредственной сохранности материала. Однорядные поры округлые и слегка овальные, с включенным округлым и овальным отверстием соответственно, располагаются поры свободно и сближенно и занимают $^1/_3$—$^2/_3$ ширины стенки трахеиды (рис. 2, *9*). Двурядные поры округлые, с включенным округлым отверстием, супротивно расположенные (рис. 2, *8*). Древесинная паренхима со смолистым содержимым, обычно располагается вблизи смоляных ходов; поперечные стенки ее клеток гладкие или несут по 3—4 узелка (рис. 2, *7*).

Лучи многочисленные, однорядные, с двурядными участками до 4—6 клеток (рис. 2, *2*, *3*). Высота лучей 1—23 клетки, но чаще колеблется в пределах 10—

15 клеток. Горизонтальные и тангентальные стенки лучевых клеток пористые. Срединные клетки лучей довольно крупные, округло-прямоугольные, вытянутые вдоль луча; краевые — округло-треугольные, но примерно таких же размеров, как и срединные клетки. Лучевые трахеиды с тонкими гладкими стенками, проходят по краям лучей (рис. 2, *13*).

Вертикальные смоляные ходы на поперечном сечении крупные, неправильно-округлой, округлой и овальной формы, вытянутой вдоль годичного слоя. Располагаются они одиночно или цепочкой по 2—3 хода. Смоляные ходы с 9—10, иногда 12 толстостенными клетками эпителия, однако часто почти полностью разрушенными (рис. 2, *1*). Горизонтальные смоляные ходы с 7—10 толстостенными клетками эпителия находятся в дву- и трехрядных лучах с неравными однорядными окончаниями: короткое состоит из 1—4 слоев клеток, длинное — из 4—8 (рис. 2, *4—6*). Местами встречается по два хода в луче.

На полях перекреста в ранней древесине 2 небольшие купрессоидного типа поры, иногда напоминающие таксодиоидные, расположенные в одном горизонтальном ряду или по диагонали; изредка в краевых клетках лучей можно встретить до 3—4 пор в двух горизонтальных рядах (рис. 2, *10—12*). В поздней древесине на поле перекреста 1 пора или 2, вертикально расположенные одна над другой.

Замечания. Наличие нормальных вертикальных и горизонтальных смоляных ходов с толстостенными клетками эпителия, только дву- и трехрядных лучей, содержащих смоляные ходы, древесинной паренхимы, а также гладкостенных лучевых трахеид дает основание отнести исследованную древесину к формальному роду *Laricioxylon*, объединяющему ископаемые древесины хвойных с признаками строения современных представителей рода *Larix*. Однако необходимо отметить, что у последних наблюдается большое сходство с изученной древесиной вида *Larix griffithii* Hook. Описанную миоценовую древесину объединяют с этим видом характер поровости радиальных стенок трахеид, наличие древесинной паренхимы с узелковыми поперечными стенками, только дву- и трехрядных лучей со смоляными ходами, высота лучей, строение лучей и смоляных ходов, а также отсутствие пор на тангентальных стенках трахеид. Е. В. Будкевич (1961) отмечает у *L. griffithii* наличие крассул у двурядных пор, отсутствие которых у исследованной древесины, по всей видимости, связано с недостаточно хорошей сохранностью материала. Но основное отличие, не позволяющее отождествить описанную древесину с этим видом, заключается в поровости полей перекреста. В частности, у ископаемых экземпляров на поле перекреста в ранней древесине наблюдаются почти всегда только 2 поры, 3—4 встречаются крайне редко и лишь в краевых клетках лучей, а у *L. griffithii* 4 поры на поле перекреста — отнюдь не исключение.

Описанный Greguss (1967) *Laricioxylon nogradense* Greguss из позднего миоцена Венгрии, несмотря на сходство в поровости радиальных стенок трахеид ранней древесины, высоте лучей и наличии древесинной паренхимы, существенно отличается от реттиховской древесины тем, что имеет только однорядные лучи и значительно большее число пор на полях перекреста. Кроме того, Greguss не указал число клеток эпителия, выстилающих вертикальные и горизонтальные смоляные ходы, и наличие лучевых трахеид.

Установленный автором *Laricioxylon sizimanicum* Blokhina (Блохина, 1979) из миоценовых отложений пос. Сизиман (Хабаровский край) напоминает исследованную древесину характером поровости радиальных стенок трахеид ранней древесины, наличием древесинной паренхимы с узелковыми поперечными стенками и гладкостенных лучевых трахеид. Однако значительные отличия от изученной древесины в характере поровости полей перекреста, числе клеток эпителия, выстилающих вертикальные смоляные ходы, строении лучей с горизонтальными смоляными ходами и высоте однорядных лучей не позволяют отождествить их. Таким образом, мы выделяем описанную древесину в самостоятельный новый вид *Laricioxylon rettikhovicum*, указывая при этом на значительное сходство ее с древесиной современного вида *Larix griffithii*.

Материал. Колл. № 4, экз. №№ 3, 4, 5, 10, 11 — обугленные, сравнительно плотные обломки древесины черного цвета, размером 3.5×4×4.5, 1.5×2.5×4, 3×3×3.5, 3×3.5×5, 2.5×3.5×4 см соответственно.

Геологическое и географическое распространение. Ранний-средний миоцен, Приморский край, Реттиховское буроугольное месторождение.

ЛИТЕРАТУРА

Блохина Н. И. (1979). Древесины хвойных из миоценовых отложений Северо-Восточного Сихотэ-Алиня. Палеонтолог. ж., 3. — Будкевич Е. В. (1961). Древесина сосновых. М.; Л., Изд. АН СССР. — Бурьянова И. З., Неволина С. И. (1962). К стратиграфии палеогена и неогена Южного Сихотэ-Алиня. Информ. сб. Примор. территор. геол. упр., 3. Владивосток, Примор. книж. изд. — Ганешин Г. С., Шилкина И. А. (1959). Ископаемая древесина *Cupressinoxylon cupressoides* Kräusel в осадках суйфунской свиты (Южное Приморье). ДАН СССР, 126, 1. — Геология месторождений угля и горючих сланцев СССР. (1973). 9, 1. М., Недра. — Климова Р. С. (1975). Миоценовые хвойные Реттиховки. В кн.: Ископаемые флоры Дальнего Востока. Владивосток, Изд. ДВНЦ АН СССР. — Климова Р. С., Крамчанин А. Ф., Демидова Т. И. (1977). Новые данные по стратиграфии Реттиховского угольного разреза. В кн.: Стратиграфия кайнозойских отложений Дальнего Востока. Владивосток, Изд. ДВНЦ АН СССР. — Красилов В. А., Алексеенко Т. М. (1977). Смена растительных сообществ в палеогене и неогене Южного Приморья. В кн.: Палеоботаника на Дальнем Востоке. Владивосток, Изд. ДВНЦ АН СССР. — Greguss P. (1967). Fossil gymnosperm woods in Hungary from the Permian to the Pliocene. Budapest, Akad. Kiado. — Kräusel R. (1920). Nachträge zur Tertiärflora Schlesiens, II. Braunkohlenholzer. Jahrb. Preuss. Geol. Landesanst., 1918, 39, 1, 3. — Kräusel R. (1949). Die fossilen Koniferenhölzer, II. Palaeontographica, 89, B. — Schönfeld E. (1957). Ein pilzkranker Stamm von *Cupressinoxylon cupressoides* Kräusel aus der hessischen Braunkohle. Senck. Lethaea, 38, 1—2. — Vaudois N., Prive C. (1971). Revision des bois fossiles de *Cupressaceae*. Palaeontographica, 134, B, 1—3.

Биолого-почвенный институт
ДВНЦ АН СССР,
Владивосток

Получено 12 XI 1981.

УДК 582.736 (571.1)

О. Д. Никифорова

К ПОЗНАНИЮ *VICIA LILACINA* (*FABACEAE*)

O. D. NIKIFOROVA. TO THE STUDY OF *VICIA LILACINA* (*FABACEAE*)

Установлено, что *Vicia lilacina* — хороший вид, четко отличающийся по морфологическим признакам, экологии, ареалу и хромосомным числам от *V. cracca*.

Vicia lilacina Ledeb. описан с Алтая. Вид близкородствен *V. cracca* L. Его подробный диагноз дал C. Ledebour в 1831 г. во «Flora altaica». Типовым материалом послужили сборы из окрестностей с. Александровского на р. Иртыш Алтайского края. Ledebour отличал *V. lilacina* от *V. cracca* по овально-эллиптическим, очередно супротивным, снизу прижато волосистым листочкам, по продолговатым, заостренным, лиловым, цельным или (редко) полустреловидным прилистникам и многоцветковым цветоносам, превышающим лист. Ledebour (1831, 1841—1843) указал этот вид только для Алтая.

E. Trautvetter (1874) перенес *V. cracca* в род *Ervum* L., а *Vicia lilacina* подчинил ему в качестве разновидности — *Ervum cracca* (L.) Trautv. var. *lilacina* (Ledeb.) Trautv. П. Н. Крылов (1903) свел *Vicia lilacina* до формы — *V. cracca* f. *lilacina* (Ledeb.) Kryl. В отличие от Ledebour он значительно расширил ареал формы и приводил *V. lilacina* для окрестностей Томска, Кузнецкого Алтау, окрестностей Телецкого озера, долин рек Чуи, Иртыша. При этом Крылов отметил, что она встречается реже, чем другие формы полиморфного вида *V. cracca*. Позднее эта форма была повышена им (Крылов, 1933) до разновидности — *V. cracca* var. *lilacina* (Ledeb.) Kryl.

Б. А. Федченко (1948) при обработке рода *Vicia* L. для «Флоры СССР» восстановил *V. lilacina* в ранге вида, но понимал его иначе, чем Ledebour. Он считал, что *V. lilacina* отличается от *V. cracca* отсутствием опушения, меньшим числом продолговато-яйцевидных листочков со слабо заметными жилками на них. Как мы установили, Федченко принимал за *V. lilacina* теневые формы *V. cracca*.

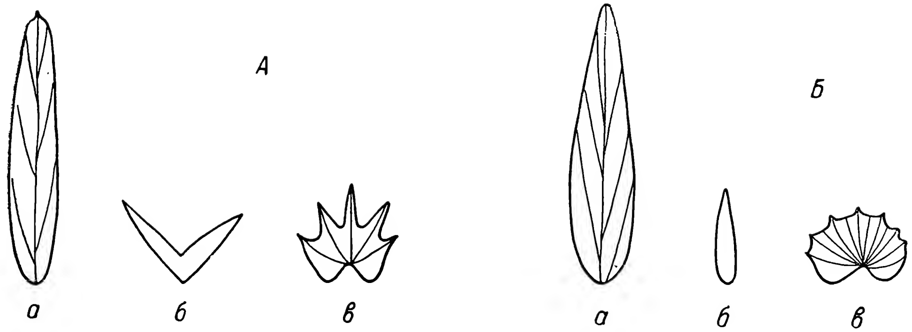


Рис. 1. Листочек листа (*а*), прилистник (*б*) и чашечка в развернутом виде (*в*) *Vicia cracca* (*А*) и *Vicia lilacina* (*Б*).

Ареал *V. lilacina* в его понимании оказался очень широким: он охватывал горы южной Сибири (Алтай и Саяны).

Позднее авторы региональных флор в трактовке *V. lilacina* следовали Федченко (1948) или Крылову (1903, 1933). Так, М. Г. Попов (1957) отмечает, что *V. lilacina* очень близок к *V. cracca*, отличается лишь голыми слабыми стеблями и более широкими листочками, и ошибочно приводит его для Ангаро-Саянского района. По мнению А. В. Положий (1960), *V. lilacina* слабо отличается от *V. cracca* (одним признаком — меньшим числом листочков листьев), поэтому она считает отнесение этого вида Крыловым к числу разновидностей *V. cracca* правильным. Л. М. Черепнин (1963) также рассматривает *V. lilacina* как разновидность *V. cracca*. С. К. Черепанов (1981), полагаясь на авторитет Крылова (1933) и Положий (1960), относит *V. lilacina* в синонимы *V. cracca*.

Различия в трактовке вида разными авторами вызвали необходимость обратиться к первоописанию вида и изучению типового материала. Этому способствовали наблюдения за естественными популяциями *V. lilacina* во время полевых работ на Алтае летом 1981 г., когда мы убедились, что *V. lilacina* в природной обстановке хорошо отличается от *V. cracca*. Признаки, которые приводили в своих описаниях Крылов и Федченко, не являются диагностическими. Действительно, в некоторых популяциях теневые голые формы *V. cracca* несколько напоминают *V. lilacina* по ярко-зеленой окраске, голым листочкам, цельным прилистникам. Это послужило поводом для отнесения таких форм *V. cracca* к *V. lilacina*. В результате ареал *V. lilacina* был неоправданно расширен, а отличия его от *V. cracca* затушеваны, что привело в дальнейшем многих исследователей к ошибочной трактовке *V. lilacina* как разновидности *V. cracca*.

Изучение этих видов в природной обстановке показало, что они хорошо различаются по морфологическим признакам (рис. 1, табл. 1).

У 40 растений обоих видов были сделаны измерения четырех морфологических признаков: 1) длины нижних зубцов чашечки; 2) длины чашечки; 3) отношения длины чашечки к длине нижних зубцов; 4) отношения длины листочков к ширине. Данные обработаны статистически.

Из данных, приведенных в табл. 2, видно, что наиболее показательными диагностическими признаками являются два: длина нижних зубцов чашечки и отношение длины чашечки к длине нижнего зубца.

Результаты обработки подтверждают, что различия видов по указанным признакам существенны. При этом выявилось, что варьирование признаков у *V. cracca* более широкое, чем у *V. lilacina*. Это еще раз доказывает полиморфность *V. cracca* и стабильность признаков *V. lilacina*.

Переходные формы между *V. lilacina* и *V. cracca* ни в природе, ни в гербарных образцах не выявлены.

Просмотр гербарных фондов, хранящихся в Гербариях Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (LE), Центрального сибирского ботанического сада (NS) и Томского государственного университета им. П. Н. Крылова (ТК), подтвердил, что за *V. lilacina* многие авторы ошибочно принимали

ТАБЛИЦА 1

Морфологические признаки *Vicia lilacina* и *V. cracca*

Признаки	*V. lilacina*	*V. cracca*
Окраска растения	Зеленая	Седовато-зеленая
Форма и опушение стебля	Мощный, бороздчато-угловатый, голый или опушен единичными волосками, ветвистый от самого основания	Слабый, с едва выраженными бороздками, более или менее густо опушенный, не ветвистый в нижней части
Число пар листочков	6—9	5—11
Форма листочков	Продолговато- или овально-яйцевидные, притупленные на верхушке	Линейно-ланцетовидные или продолговато-ланцетные, суженные к верхушке, заостренные
Опушение листочков	Отсутствует или очень редкое с нижней стороны	Густоволосистое с обеих сторон или с верхней стороны (очень редко) отсутствует
Форма прилистников	Цельные, продолговатые, притупленные, нижние иногда полустреловидные, доли на верхушке притупленные	Полустреловидные, доли тонкозаостренные
Длина боба, мм	20—28	16—20
Ширина боба, мм	6—7	5—6

ТАБЛИЦА 2

Изменчивость морфологических признаков у *V. lilacina* и *V. cracca*

Статистические показатели основных морфологических признаков		*V. lilacina*	*V. cracca*
Длина нижних зубцов чашечки, мм	$\bar{X}$	0.9	3.21
	σ	0.45	0.93
	V	5%	29%
	m	0.07	0.15
Длина чашечки, мм	$\bar{X}$	3.56	4.0
	σ	0.47	0.71
	V	13.2%	17.1%
	m	0.07	0.11
Отношение длины чашечки к длине нижнего зубца	$\bar{X}$	4.55	1.3
	σ	0.22	0.07
	V	4.84%	5.38%
	m	0.03	0.01
Отношение длины листочков к ширине	$\bar{X}$	3.69	6.38
	σ	0.24	0.25
	V	6.5%	3.91%
	m	0.04	0.04

Примечание. $\bar{X}$ — средняя арифметическая величина, σ — среднее квадратическое отклонение, V — коэффициент вариации, m — средняя ошибка.

теневые формы *V. cracca* со слабыми стеблями и неопушенными листьями. Установлено также, что имеющиеся немногочисленные образцы *V. lilacina* некоторые авторы (Л. П. Сергиевская, цит. по: Крылов, 1933) признавали за разновидность неправильно понимаемой для Сибири *V. biennis* L. Так, необычный экземпляр *V. cracca*, собранный Б. К. Уткиным в низовьях р. Чулым, по предположению Д. И. Литвинова (1926), наиболее подходил к описанной Линнеем *V. biennis*. Но Литвинов отказался от отождествления экземпляра Уткина с *V. biennis* и правильно отнес его к *V. cracca* var. *elata* Litv. f. *sylvestris* Litv., поскольку по строению цветка он не отличим от *V. cracca*, имеет лишь более высокие стебли и продолговато-эллиптические, слабоопушенные листочки листьев.

Сергиевская, исследуя гербарные материалы, собранные ею и Крыловым в окрестностях г. Томска, а также сборы Уткина, цитированные Литвиновым, отнесла описанный Литвиновым *V. cracca* var. *elata* f. *sylvestris* к *V. biennis* var.

sylvestris (Litv.) Serg., сделав новую комбинацию (Сергиевская, цит. по: Крылов, 1933). При этом Сергиевская отмечает, что флаг у данной разновидности гитаровидный, как у *V. cracca*, а не суженный к основанию, как у *V. biennis*. Анализ гербарных сборов показал, что растения с низовьев р. Чулым правильно отнесены Литвиновым к *V. cracca*. Экземпляры же из окрестностей Томска, определенные Сергиевской как *V. biennis* var. *sylvestris*, представляют *V. lilacina*. Комбинация, сделанная ею, основана на ином гербарном материале и не совпадает с определением Литвинова.

При изучении литературы по роду *Vicia* выяснилось, что *V. lilacina* был заново описан как вид немецкими ботаниками P. Haenlt и D. Mettin (1962) под названием *V. neglecta* Hanelt et Mettin. Эти авторы, изучая коллекции видов на делянках сельскохозяйственной опытной станции в Кантоне (Южный Китай), обнаружили близкий к *V. cracca* вид, но отличающийся общим габитусом, формой флага и лодочки, размерами зубцов чашечки и жизненным циклом. Они считали, что естественный ареал этого, по их мнению, нового вида находится в Западной Сибири. Видимо, растения были выращены из семян, полученных из Томска, так как при описании вида в качестве синонимов к нему приводятся упомянутые выше наименования, данные Литвиновым и Сергиевской для растений, собранных в низовьях р. Чулым (сборы Уткина) и в окрестностях г. Томска (сборы Крылова и Сергиевской). Их же они цитируют и в перечне исследованных образцов. Hanelt и Mettin подтвердили морфологическую обособленность образцов из окрестностей Томска и, используя собственные наблюдения, описали их как новый вид *V. neglecta*. Материал из Томска был, видимо, прислан под названием *V. biennis* var. *sylvestris*, поэтому авторы исследовали типовой материал по *V. biennis*. Они убедительно доказали, что описанный ими вид не имеет родства с *V. biennis*. К сожалению, им, вероятно, осталась неизвестной *V. lilacina*, с которой они не сравнивают свой новый вид.

Исследование гербарного материала показало, что *V. lilacina* имеет более узкий ареал. Приводим все известные местонахождения вида.

Алтайский край: близ с. Александровского, 1830, К. Ф. Ледебур (LE, typus); долина р. Чарыш, 1830, К. Ф. Ледебур (LE); около улуса Антиша, вершина горы, 1833, Андрианов (LE); окр. Демидовского прииска на р. Андобь, в 200 км от Бийска, 1890, В. П. Шмоткин (TK); в кустах по берегам р. Чулышман, в урочище «Ару», 26 VI 1905, В. И. Верещагин (NS); окр. Телецкого озера, с. Кибезень и его окрестности, июль 1909, Иваницкая (TK); окр. Онгудая, на перевале между Онгудаем и с. Улята, елово-лиственничный лес, 12 VII 1927, Б. К. Уткин (TK); Черный Ануй, вырубка в лиственничном лесу, поросшая спиреей, 1928, Победимова (LE); Усть-Коксинский р-н, долина р. Пологой, в 11 км от с. Красноярки, склон горы, 11 VIII 1935, М. Альбицкая, Е. Михайлова (TK); берег Телецкого озера, напротив пос. Яйлю, на лугу над скалистым обрывом, 1945, Тюлина, Борисова (LE); Ключевский р-н, окр. дер. Макаровки, канава, 30 VI 1945, Е. В. Вандакурова (NS); окр. с. Чоя, осиново-пихтовая тайга, 7 VIII 1948, Г. Павлова, В Минаева (NS); Телецкое озеро, окр. с. Артыбаш, тайга, 18 VIII 1948, Г. Павлова, Е. Лапшина (NS); окр. с. Онгудай, луг, 28 VII 1950, А. Куминова, В. Ревердатто (NS); Усть-Канский р-н, окр. с. Черный Ануй, разнотравно-злаковый луг, 5 VII 1951, Л. Пестунова, Н. Богушавахов (NS); Шебалинский р-н, с. Шаргайта, парковый лес в долине реки, 5 VI 1952, Е. Пеньковская, З. Винокурова (NS); Усть-Канский р-н, окр. пос. Келей, парковый лес, 3 VIII 1953, А. Куминова, К. Стефановская (NS); предгорья Алтая, Алтайский р-н, окр. с. Никольское, лесной луг, 11 VIII 1954, Е. Лапшина, Л. Марголова (NS); Майминский р-н, с. Чоя, разнотравный березняк, 4 VIII 1972, В. Б. Куваев, Г. И. Серых, О. Н. Костеин (TK); Смоленский р-н, окр. пос. Белокуриха, березово-сосновый лес, 20 VII 1973, с. Тимохина (NS).

Кемеровская обл.: Кузнецкий р-н, долина р. Темный Базан, приток р. Усы, кустарники, 21 VI 1910, В. С. Титов (TK); Кузнецк, 11 VI 1916, А. Ф. Барсуков (NS).

Томская обл.: окр. Томска, около дер. Петровой, 6 VII 1886, П. Н. Крылов (TK, LE); Мариинский р-н, окр. дер. Берчикуль, луга около озера, 27 VI 1904, Выдрин (TK); окр. Томска, близ бывшей Архимандритской заимки, смешанный лес, 19 IX 1925, П. Н. Крылов, Л. П. Сергиевская; на опу-

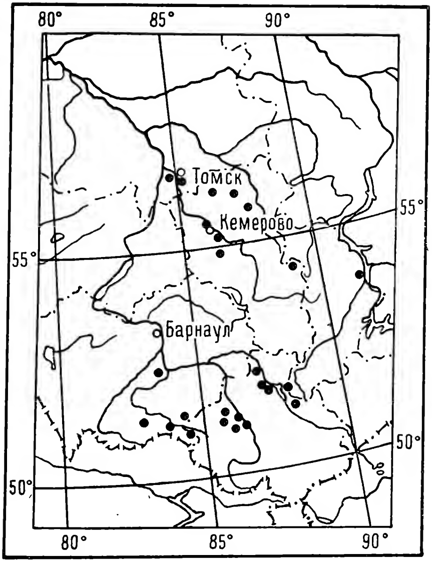


Рис. 2. Ареал *Vicia lilacina*.

шке осинового леса, в 3 верстах от дер. Гайдуковой, 28 VI 1932, А. Вишниовская (ТК); окр. Томской зональной опытной станции, 1933, А. Попова (ТК); окр. г. Томска, за р. Томью, сосновый бор у песчаного озера, 20 VI 1953, Л. П. Оболенцев, Н. Ф. Вылцан, Т. Ф. Галактионов (ТК).

Хакасская АО: Усть-Абаканский р-н, лиственничный лес, 5 VII 1944, К. А. Соболевская; там же, окр. с. Багзас, ежово-разнотравный луг, 9 VII 1969, И. Нейфельд, Е. Чикилева (NS); Ширинский р-н, окр. пос. Коммунар, пихтовый лес, 4 VII 1981, Э. М. Гонтарь, Н. А. Попова (NS) (рис. 2).

Итак, ареал *V. lilacina* охватывает Центральный Алтай и отроги Кузнецкого Алатау, доходит до Томска на севере и до Енисея на западе. Ареал *V. cracca* гораздо шире, он охватывает всю умеренную зону Северного полушария.

Сравниваемые виды *V. lilacina* и *V. cracca* занимают разные экологические ниши. *V. cracca* произрастает в поймах рек, на лугах и опушках лесной зоны. *V. lilacina* встречается в более сухих местообитаниях, преимущественно в парковых горных лиственничных лесах лесостепной зоны.

Сибирские популяции *V. cracca*, по данным различных авторов (Жукова и др., 1973; Крогулевич, 1978; Красноборов и др., 1980), имеют 2n=14. Изучение кариотипов *V. cracca* и *V. lilacina* по собственным сборам с Алтая (р. Шебелик, в 5 км от с. Шашикман Онгудайского р-на) показало, что *V. cracca* имеет хромосомный набор 2n=14, а *V. lilacina* — 2n=12. Hanelt и Mettin также указывают для *V. neglecta* хромосомное число 2n=12. В их работе даны фотографии кариотипов и кариограмма, совпадающие с полученными нами для *V. lilacina*.

Таким образом, *V. lilacina* имеет четкие морфологические признаки, своеобразную экологию и узкий ареал. Он хорошо отличается от близкого *V. cracca*. Кроме того, кариологические отличия подтверждают видовую самостоятельность вида.

В заключение приводим синонимику вида:

V. lilacina Ledeb. 1831, Fl. Alt. 3 : 348. — *Ervum cracca* (L.) Trautv. var. *lilacina* (Ledeb.) Trautv. 1874, Тр. Петерб. бот. сада, 3, 1 : 49. — *Vicia cracca* L. f. *lilacina* (Ledeb.) Kryl. 1903, Фл. Алт. 2 : 333. — *V. cracca* var. *lilacina* (Ledeb.) Kryl. 1933, Фл. Зап. Сиб. 7 : 1793. — *V. biennis* L. var. *sylvestris* (Litv.) Serg., 1933, в: Крыл., Фл. Зап. Сиб. 7 : 1794, p. p. excl. etiam basionymo — *V. neglecta* Hanelt et Mettin, 1962, Die Kulturpflanze, 10 : 50. — *V. biennis* auct. non L.: Б. Федченко, 1948, Фл. СССР, 13 : 437, p. p. excl. quoque syn. *V. cracca* var. *elata* f. *sylvestris* Litv. et *V. biennis* var. *sylvestris* (Litv.) Serg. p. p.

ЛИТЕРАТУРА

Василевич В. И. (1969). Статистические методы в геоботанике. Л., Наука. — Жукова П. Г., Петровский В. В., Плиева Т. В. (1973). Хромосомные числа и таксономия некоторых видов растений Сибири и Дальнего Востока. Бот. ж., 58, 9. — Красноборов И. М., Ростовцева Т. С., Лигус С. А. (1980). Числа хромосом некоторых видов растений юга Сибири и Дальнего Востока. Бот. ж., 65, 5. — Крогулевич Р. Е. (1978). Кариологический анализ видов флоры Восточного Саяна. В кн.: Флора Прибайкалья. Новосибирск, Наука. — Крылов П. Н. (1903). Флора Алтая и Томской губернии, 2. Томск. — Крылов П. Н. (1933). Флора Западной Сибири, 7. Томск, Изд. Томск. гос. унив. — Литвинов Д. И. (1926). *Vicia biennis* L. и *Orobus angustifolius* L. — два невыясненных линнеевских вида в Сибири. Изв. АН СССР, сер. 6, 20. — Положий А. В. (1960). Флора Красноярского края. 6. Томск, Изд. Томск. гос. унив. — Попов М. Г. (1957). Флора Средней Сибири. 2. М.; Л., Изд. АН СССР. — Федченко Б. А. (1948). Род *Vicia* L. В кн.: Флора СССР, 13. М.; Л., Изд. АН СССР. — Черепанов С. К. (1981). Сосудистые растения СССР. Л., Наука. — Черепнин Л. М. (1963). Флора южной части Красноярского края, 4. Уч. зап. Красноярск. пед. инст., 24, 4. — Hanelt P., Mettin D. (1962). Die Typisierung von *Vicia biennis* L. sowie systematische und cytologische Beobachtungen an *Vicia neglecta* spec. nov. Kulturpfl., 10. — Ledebour C. F. (1831). Flora altaica, 3. Berolini. — Ledebour C. F. (1841—1843). Flora rossica, 1. Stuttgartiae. — Trautvetter E. R. (1874). Catalogus Viciearum rossicarum. Acta Horti Petropol., 3, 1.

Центральный Сибирский ботанический сад
СО АН СССР,
Новосибирск.

Получено 15 II 1982.

УДК 581.48 : 582.952.6

Г. М. Анисимова

РАЗВИТИЕ И СТРОЕНИЕ СЕМЕНИ У *OROBANCHE CUMANA* И *O. ALSATICA* (*OROBANCHACEAE*)

G. M. ANISIMOVA. DEVELOPMENT AND STRUCTURE OF SEED IN *OROBANCHE CUMANA* AND *O. ALSATICA* (*OROBANCHACEAE*)

Растениями-хозяевами изученных видов *Orobanche cumana* и *O. alsatica* являются растения с различной продолжительностью жизненного цикла. Эмбриологическое исследование показало, что мегаспорогенез, формирование семяпочки, зародышевого мешка, эндосперма и зародыша у этих видов происходят в целом сходно. Различия проявляются в послесеменном развитии и касаются главным образом способа возникновения апекса генеративного побега.

Представители сем. *Orobanchaceae* паразитируют на корнях многих дикорастущих и культурных растений. Видовой состав растений-хозяев весьма обширен и включает как однолетние и многолетние травы, так и деревья и кустарники (Beck-Mannagetta, 1890; Бейлин, 1927, 1968; Новопокровский, 1928; Новопокровский, Цвелев, 1958; Терехин, Никитичева, 1981, и др.).

Эмбриологическое исследование заразиховых выявило у них значительную редукцию структур семязачатка и семени в целом (Koch, 1887; Glišić, 1929; Cassera, 1935; Tiagi, 1951, 1952a, b, 1963, 1965; Tiagi, Sankla, 1963; Терехин, 1966, 1968, 1973, 1975, 1979; Никитичева, 1971, 1979; Никитичева, Терехин, 1976; Терехин, Никитичева, 1981, и др.). Было установлено, что изменения, наблюдаемые в строении эмбриональных структур, вызваны влиянием паразитного образа жизни (Терехин, Никитичева, 1968; Никитичева, 1970, 1971; Терехин, 1977, и др.).

На примере *Orobanche pallidiflora* (Никитичева, Терехин, 1976) было выяснено, что редукция семязачатка, зародыша и эндосперма тесно связана с особенностями послесеменного периода, обусловленного чужеядным существованием этого растения. Авторы высказали мнение о необходимости распространения эмбриологических исследований паразитных цветковых растений на первые стадии проростков.

Ранее (Терехин, Анисимова, 1978) было изучено послесеменное развитие *O. cumana*.[1] В настоящей работе рассматриваются строение семяпочки, мегаспорогенез, формирование зародышевого мешка, зародыша, эндосперма и семенной кожуры у *O. cumana* и *O. alsatica*. Заразиха подсолнечная паразитирует в основном на однолетних культурных растениях (*Helianthus annuus* и др.). Растениями-хозяевами заразихи порезниковой являются многолетние травы (некоторые виды родов *Libanotis*, *Aegopodium* и др.).

---

[1] Согласно R. Soó (1972), *Orobanche cumana* Wallr. рассматривается как подвид *O. cernua* Loefl. По мнению Н. Н. Цвелева (1981), форма ssp. *cumana*, паразитирующая на подсолнечнике, возможно, заслуживает выделения в качестве нового, возникшего в результате деятельности человека подвида.

Материал и методика

Зрелые семена *O. cumana* и ее растения-хозяина (*Helianthus annuus*) были собраны на полях Килийского р-на Одесской обл. Э. С. Терехиным. Материалом для эмбриологического исследования заразихи подсолнечной послужили растения, выращенные на опытном участке Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР. Сборы материала по *O. alsatica* проведены в окрестностях ст. Можайская Ленинградской обл., где этот вид паразитирует на *Libanotis montana*.

Завязи заразих фиксировали в смеси FAA. Дегидрацию и инфильтрацию парафином проводили по обычной методике (Навашин, 1936). Срезы толщиной 10—12 мкм окрашивали генциан-виолетом по Ньютону с подкраской оранжем G в гвоздичном масле. Исследование препаратов производили с помощью микроскопа МББ-IA. Для выполнения рисунков использован рисовальный аппарат РА-4.

Результаты исследования

Развитие семяпочки. Одногнездная завязь у *O. cumana* и *O. alsatica* образована обычно двумя плодолистиками с четырьмя, реже с тремя (*O. alsatica*) париетальными плацентами. У *O. alsatica* мы наблюдали также гинецей из трех плодолистиков с шестью плацентами. На каждой плаценте возникают многочисленные семяпочки. Развитие их начинается с ускорения и локализации антиклинальных делений клеток эпидермы и субэпидермы плаценты, а также периклинальных делений клеток, лежащих глубже. Молодые семяпочки имеют сначала вид небольших бугорков, состоящих из относительно однородных меристематических клеток. В субэпидермальном слое нуцеллуса каждого бугорка дифференцируется археспориальная клетка (рис. 1, *1*), которая в дальнейшем функционирует как материнская клетка мегаспор. Во время преобразования археспориальной клетки начинается поворот семяпочки в анатропное положение, который полностью завершается на стадии зрелого зародышевого мешка (рис. 1, *10*, *11*). У *O. cumana* в основании молодых семяпочек мы наблюдали крупные двуядерные клетки (рис. 1, *2*), которые ранее были отмечены у других видов *Orobanchaceae* и *Scrophulariaceae* как клетки, выполняющие гаусториальную функцию (Терехин, 1966; Никитичева, 1966; Никитичева, Терехин, 1973, 1976, и др.).

Нуцеллус представлен одним слоем клеток вокруг материнской клетки мегаспор (рис. 1, *3—6*). С момента образования двуядерного зародышевого мешка начинается дегенерация клеток нуцеллуса, приводящая в дальнейшем к его почти полному исчезновению. На стадии зрелого зародышевого мешка остатки нуцеллуса сохраняются в виде темноокрашенных сгустков в области антипод (рис. 1, *10—12*).

Интегумент начинает развиваться в период роста мегаспороцита, о чем свидетельствует появление периклинальных делений в эпидерме нуцеллуса в основании семяпочки (рис. 1, *2*, *3*). В дальнейшем интегумент обрастает нуцеллус, однако его края полностью не смыкаются, образуя микропиле (рис. 1, *7*, *8*, *10*, *11*). Одновременно с ростом интегумента происходит увеличение числа его клеточных слоев. В сформированной семяпочке интегумент 3—4-слойный в свободной (не сросшейся с семяножкой) части (рис. 1, *10*, *11*). Внутренний слой интегумента дифференцируется в интегументальный тапетум. Его клетки густоплазменные, имеют крупные ядра и интенсивно делятся антиклинально. Клетки средних слоев интегумента вытянуты вдоль зародышевого мешка и более вакуолизированы. Наиболее крупными являются клетки наружной эпидермы интегумента. В сформированной семяпочке в них содержится наибольшее количество крахмала.

Следует отметить, что у *O. alsatica* дегенерация нуцеллуса и дифференциация интегументального тапетума происходят быстрее, чем у *O. cumana*. У первого вида уже на стадии двуядерного зародышевого мешка клетки интегументального тапетума значительно крупнее клеток средних слоев интегумента (рис. 1, *7*, *8*). У *O. cumana* на этой же стадии клетки интегументального тапетума почти не отличаются по размерам от клеток остальных слоев интегумента.

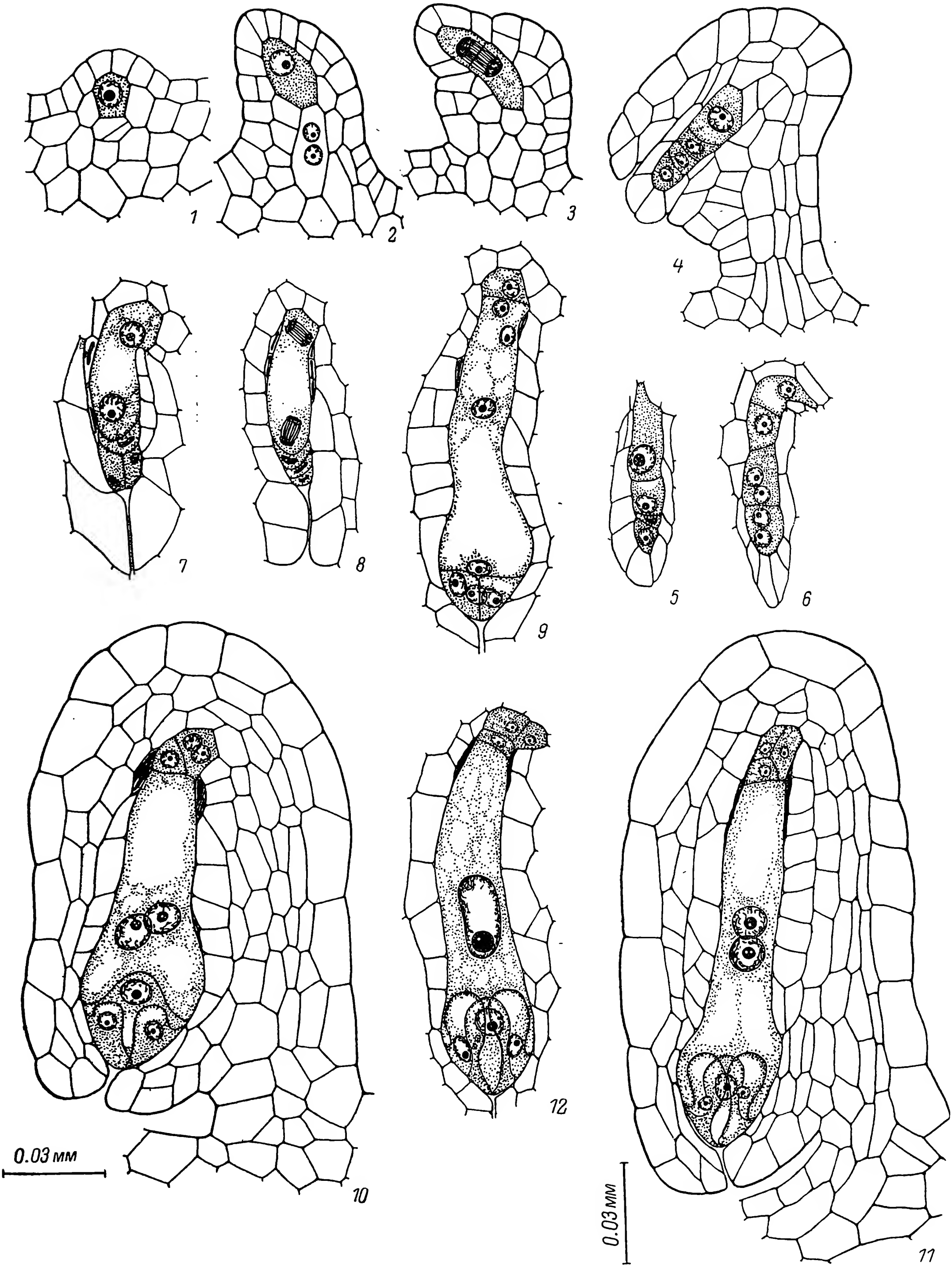


Рис. 1. Развитие семяпочки, мегаспорогенез и формирование зародышевого мешка.

1—3, *5*, *6*, *11*, *12* — *Orobanche cumana*; *4*, *7—10* — *O. alsatica* (*6* — двуядерные зародышевые мешки, развившиеся из двух микропилярных мегаспор линейной тетрады).

Таким образом, сформированные семяпочки *O. cumana* и *O. alsatica* являются анатропными, тенуинуцеллятными, однопокровными. Полученные данные не подтверждают вывода J. Krenner (1958), который охарактеризовал семяпочку *O. cumana* как ортотропную.

Мегаспорогенез и развитие зародышевого мешка. Археспориальная клетка преобразуется в мегаспороцит без отделения кроющей клетки. Первое деление материнской клетки мегаспор приводит к образованию диады (рис. 1, *3*), клетки которой делятся затем одновременно, формируя линейную тетраду (рис. 1, *4*, *5*). У *O. alsatica* мы наблюдали случай образования Т-образной тетрады мегаспор (рис. 1, *7*). Зародышевый мешок развивается из халазальной мегаспоры, которая увеличивается в размерах, в то время как три другие разрушаются (рис. 1, *5*, *8*). Однако у *O. alsatica* микропилярная мегаспора иногда также достигает крупных размеров, хотя дальнейшее ее развитие не наблюдалось; у *O. cumana* отмечен случай развития зародышевых мешков до двуядерной стадии из двух микропилярных мегаспор линейной тетрады (рис. 1, *6*). Остатки дегенерирующих мегаспор можно наблюдать на всех стадиях развития зародышевого мешка в виде темноокрашенных сгустков в области микропиле. Зародышевый мешок формируется по типу Polygonum. Зрелый зародышевый мешок 7-клеточный, 8-ядерный, состоит из яйцеклетки, двух синергид, трех небольших антипод и центральной клетки с двумя полярными ядрами. У него удлиненная форма с расширенной микропилярной частью и более узкой халазальной. Халазальный конец зародышевого мешка имеет небольшой изгиб в сторону семяножки, что является характерным для многих представителей сем. *Orobanchaceae* (Tiagi, 1951, 1952a, b; Никитичева, Терехин, 1976, и др.). Антиподы имеют густую цитоплазму и небольшие ядра. Они дегенерируют одновременно с халазальным гausторием эндосперма (рис. 2, *11*, *12*).

Оплодотворение двойное. Полярные ядра сливаются перед оплодотворением, образуя крупное ядро, которое располагается вблизи яйцевого аппарата (рис. 1, *12*). Пыльцевая трубка проходит через одну из синергид, разрушая ее. Вторая синергида дегенерирует в процессе развития эндосперма и зародыша.

Развитие эндосперма. Эндосперм формируется по целлюлярному типу. Деление центральной клетки зародышевого мешка завершается заложением поперечной перегородки, которая разделяет ее на густоплазменную микропилярную и более вакуолизированную халазальную клетки (рис. 2, *1*, *2*). Следующие деления в этих клетках происходят либо одновременно, либо в халазальной — несколько раньше (рис. 2, *1*, *2*). Ядро халазальной клетки делится без цитокинеза. Возникшая двуядерная клетка затем незначительно разрастается и функционирует как гаустория. Оба ядра гаустории часто находятся в тесном контакте друг с другом и располагаются вблизи антипод (рис. 2, *3*, *4*, *7*, *8*). Как правило, в каждом ядре имеется одно, реже два крупных ядрышка. В ряде случаев в халазальной гаустории изученных видов, чаще у *O. cumana*, обнаружены крупные ядра, образовавшиеся, вероятно, в результате эндомитозов (рис. 2, *6*). По данным Д. Персидського (1926), у *O. cumana* халазальная гаустория может быть 3- или 4-ядерной, причем ядра находятся в тесном контакте. Дегенерация халазальной гаустории наступает на ранних стадиях развития зародыша (обычно на стадии квадрантов и октантов). К этому времени клетка гаустории спадается, образуя канал с темноокрашивающимся содержимым (рис. 2, *12*).

Деление микропилярной клетки двуклеточного эндосперма завершается образованием продольной перегородки (рис. 2, *3*). Затем обе клетки делятся поперечно, образуя две клетки микропилярной гаустории и две инициальные клетки эндосперма (рис. 2, *4*, *5*). Клетки микропилярной гаустории у *O. cumana* в дальнейшем незначительно разрастаются и вакуолизируются. Деление ядер в них не происходит, и они остаются одноядерными (рис. 2, *11*). У *O. alsatica* клетки гаустории образуют разветвляющиеся выросты, которые внедряются между клетками интегумента. Ядра клеток микропилярной гаустории иногда приобретают гантелеобразную форму (рис. 2, *12*).

В результате поперечных делений инициальных клеток эндосперма образуется ряд клеток, которые формируют эндоспермальную шейку (istmus)

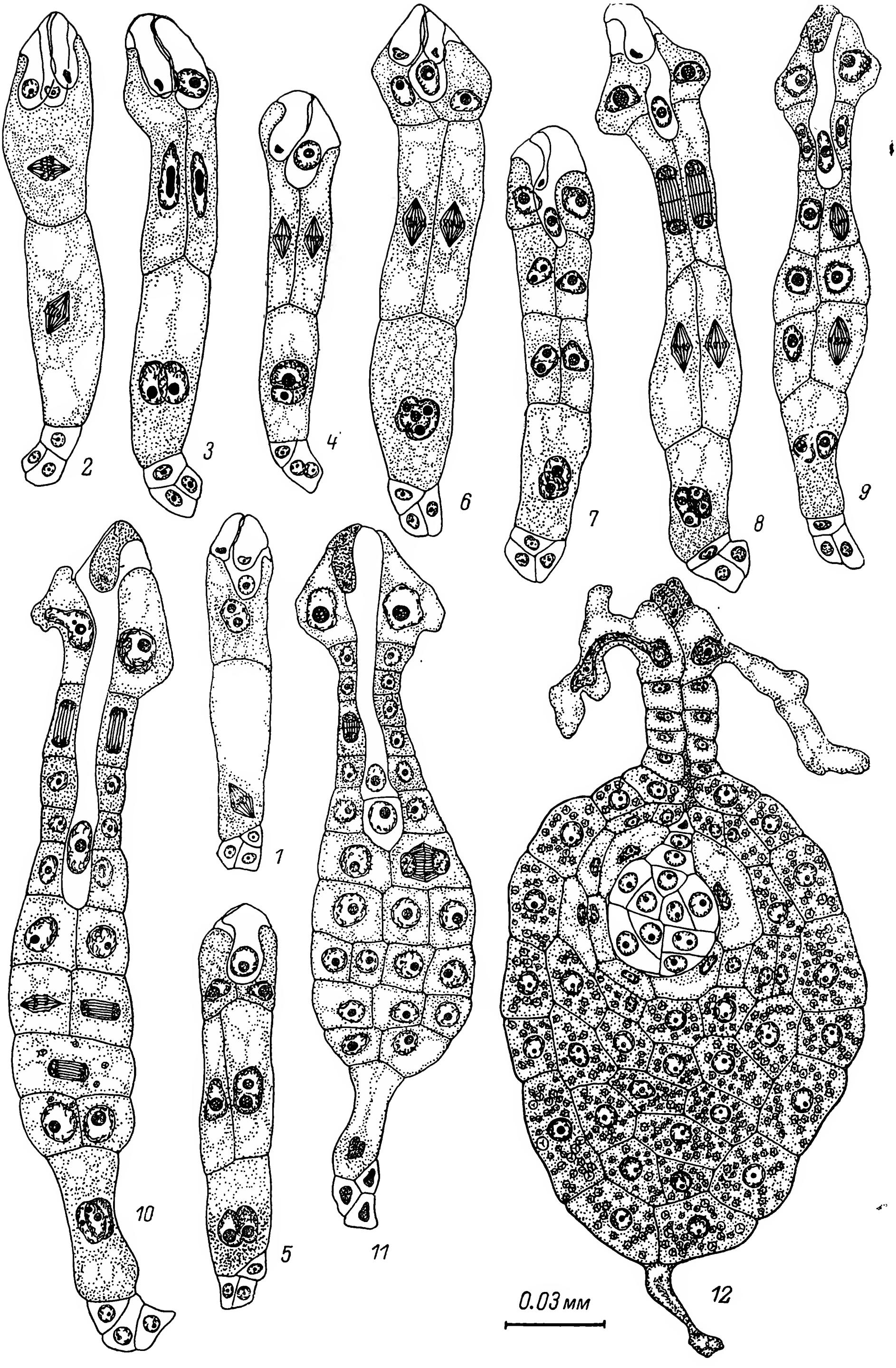


Рис. 2. Развитие эндосперма.

1, 4, 5, 7—10, 12 — Orobanche alsatica; 2, 3, 6, 11 — O. cumana.

(рис. 2, *6—12*). Клетки шейки эндосперма расположены в два ряда. Они имеют небольшие размеры, заполнены густой цитоплазмой и участвуют в проведении питательных веществ от микропилярной гаустории к клеткам эндосперма. Дегенерация клеток шейки эндосперма наступает вслед за деструктивными изменениями в клетках микропилярной гаустории, однако лишенные содержимого клетки шейки сохраняются почти до созревания семени.

Дальнейшие деления в клетках эндосперма происходят таким образом, что эндосперм приобретает сначала веретеновидную форму (рис. 2, *8*, *11*), а затем овальную (рис. 2, *12*). Клетки эндосперма благодаря активной деятельности микропилярной и халазальной гаусторий постепенно заполняются крахмалом и другими питательными веществами.

Развитие зародыша. Перед делением зигота сильно вытягивается в длину, достигая почти середины эндосперма (рис. 2, *10*; 3, *1*). Деление ядра происходит в терминальной части зиготы. Перегородка закладывается поперечно. Клетка *ca* сферической формы с густой цитоплазмой, клетка *cb* сильно вытянута и более вакуолизирована.

Первое деление в апикальной клетке заканчивается заложением продольной перегородки (рис. 3, *3*, *13*). Две дочерние клетки делятся вскоре еще раз продольно (рис. 3, *4*, *12*), образуя четыре клетки (стадия квадрантов). Затем эти клетки делятся поперечными перегородками, в результате чего образуются клетки верхнего *l* и нижнего *l′* этажей октантов (рис. 3, *5*, *14*). Деления в клетках этажа *l′* начинаются, как правило, раньше, чем в клетках *l*, и завершаются заложением периклинальных перегородок (рис. 3, *7*, *15*). Из возникших таким образом клеток наружные образуют эмбриодерму. В дальнейшем следуют антиклинальные деления как во внутренних клетках (рис. 3, *9*, *18*), так и в клетках эмбриодермы (рис. 3, *20*). Дифференциация клеток на инициали периблемы и плеромы в производных *l′* не происходит.

В клетках верхнего этажа октантов заложение перегородок происходит как в продольном, так и поперечном направлениях (рис. 3, *8*, *16*), в результате чего не наблюдается образования четко выраженной эмбриодермы.

Одновременно с развитием апикальной клетки *ca* двуклеточного проэмбрио идут деления в базальной клетке *cb* и ее производных. Сначала клетка *cb* делится поперечной перегородкой, образуя среднюю клетку *m* и нижнюю *ci* (рис. 3, *3*, *12*). Клетка *m* делится вскоре поперечно на две клетки: *d* и *f*. Верхняя клетка *d* становится инициальной гипофизарной клеткой. В результате двух делений гипофизарной клетки происходит отделение инициалей коры корня *iec* и корневого чехлика *ico* (рис. 3, *6—10*, *16—20*). Изучение развития зародыша у этих видов подтверждает представление З. И. Никитичевой (1971) о способе дифференциации гипофиза в Onagrad-типе эмбриогенеза.

В образовании подвеска участвуют две клетки — *f* и *ci*. Обычно они не делятся и постепенно дегенерируют. Следует отметить, что дегенерация клеток подвеска у *O. alsatica* наступает несколько раньше, чем у *O. cumana*.

Таким образом, развитие зародыша у *O. cumana* и *O. alsatica* идет в соответствии с Onagrad-типом (Johansen, 1950).

Развитие семенной кожуры. В процессе развития зародыша и эндосперма значительные изменения происходят и в интегументе семяпочки, из клеток которого формируется семенная кожура.

Как указывалось выше, единственный интегумент сформированной семяпочки состоит из 3—4 слоев клеток в свободной (не сросшейся с семяножкой) части (рис. 4, *1*). К моменту оплодотворения во всех его слоях выявляется большое количество крахмала, причем больше всего в наружной эпидерме. После оплодотворения клетки интегументального тапетума, особенно в области халазальной гаустории, сильно увеличиваются в размерах и вакуолизируются (рис. 4, *2*). По мере развития эндосперма происходит их постепенное уплощение, ядра становятся продолговатыми и занимают пристенное положение (рис. 4, *3—5*). К стадии зрелого семени клетки интегументального тапетума облитерируются, сохраняясь в виде тонкого слоя в средней части и нескольких опустошенных клеток в халазальной и микропилярной частях семени (рис. 5, *1*, *2*).

В процессе развития эндосперма и зародыша клетки средних слоев интегумента подвергаются дезинтеграции. Одновременно начинают разрастаться

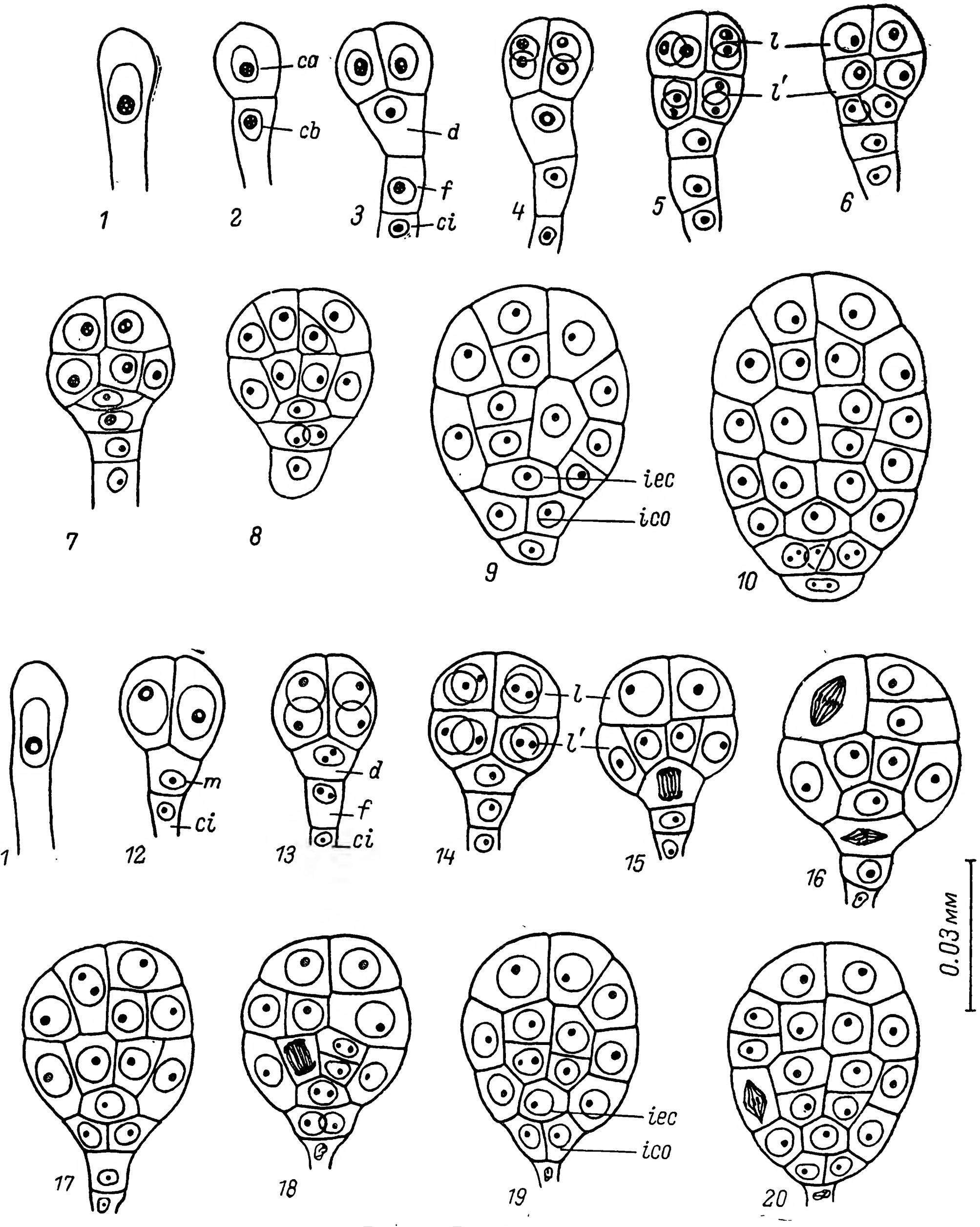


Рис. 3. Развитие зародыша.

1—10 — Orobanche cumana; 11—20 — O. alsatica.

клетки наружной эпидермы (рис. 4, *2*, *3*). С началом деления зиготы происходит утолщение их внутренних тангентальных и радиальных стенок (рис. 4, *4*, *5*), которое сопровождается образованием многочисленных пор. У *O. cumana* диаметр последних больше, чем у *O. alsatica*. Внешняя тангентальная стенка наружной эпидермы интегумента остается неутолщенной.

После оплодотворения обнаруживается постепенное перемещение крахмала из клеток интегумента в эндосперм и растущий зародыш. В зрелом семени в клетках кожуры крахмал отсутствует.

Строение зрелого семени. Зрелые семена изученных видов заразих обратнояйцевидные, небольших размеров (в среднем 0.36×0.16 мм у *O. cumana* и 0.31×0.13 мм у *O. alsatica*). Семенная кожура образована клетками наружной эпидермы интегумента и эндотелием.

Эндосперм состоит из относительно толстостенных клеток, заполненных пи-

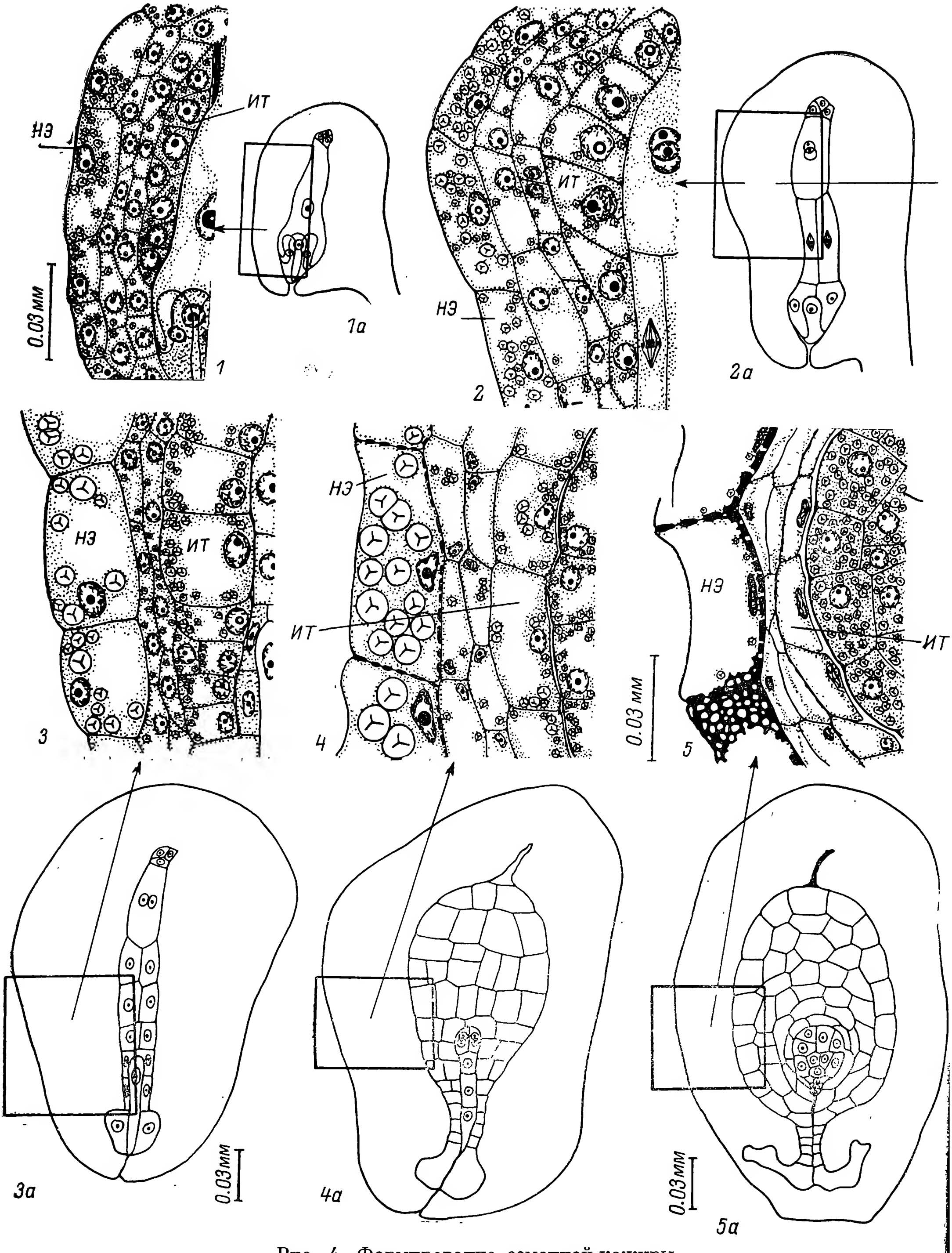


Рис. 4. Формирование семенной кожуры.

1, 2, 4 — Orobanche cumana; 3, 5 — O. alsatica. 1а—5а — схемы развития семени; *нэ* — наружная эпидерма, *ит* — интегументальный тапетум.

тательными веществами. Наружные тангентальные и в меньшей степени радиальные стенки клеток периферического слоя эндосперма кутинизированы. В халазальной и микропилярной частях семени среди опустевших клеток интегумента выделяются темноокрашенные сгустки — остатки халазальной гаустории и эндоспермальной шейки.

Зародыш имеет глобулярную форму и не дифференцирован на органы (рис. 5, *1, 2*).

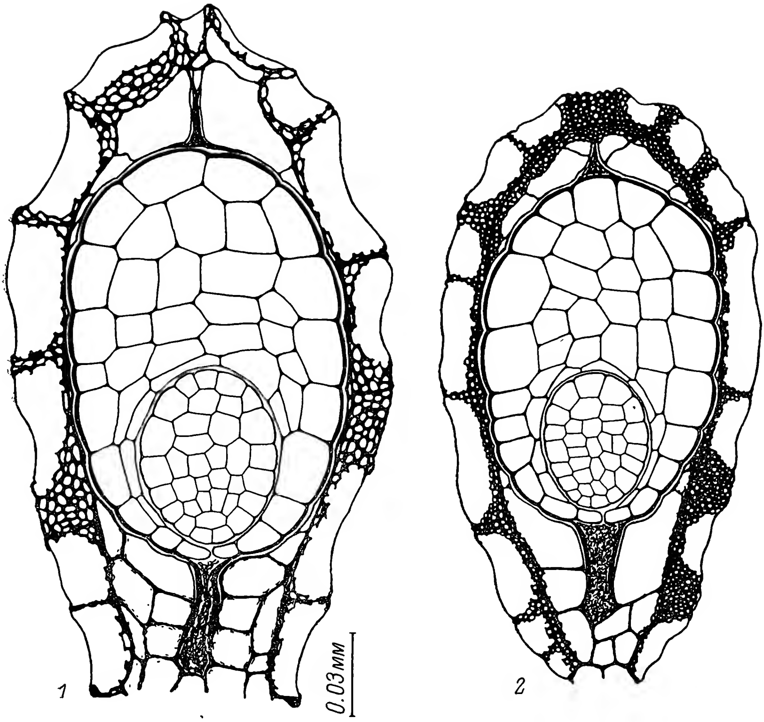


Рис. 5. Строение зрелого семени.

1 — Orobanche cumana, 2 — O. alsatica.

Обсуждение результатов

Род *Orobanche* включает более 150 видов (Новопокровский, Цвелев, 1958; Тахтаджян, 1966). Развитие и строение женских эмбриональных структур исследовано у 11 видов. Детально изученными можно считать лишь 6 видов заразихи: *Orobanche speciosa* (Koch, 1887), *O. uniflora* (Cassera, 1935), *O. aegyptiaca*, *O. cernua* (Tiagi, 1951), *O. lucorum* (Tiagi, Sankla, 1963), *O. pallidiflora* (Никитичева, Терехин, 1976).

Результаты проведенного нами исследования подтверждают имеющиеся в литературе данные о значительной редукции структур семязачатка, зародыша и эндосперма заразихи. Несмотря на то что *O. cumana* и *O. alsatica* паразитируют на растениях-хозяевах, различающихся продолжительностью жизненного цикла (многолетние и однолетние), строение эмбриональных структур у них в основном сходно. Для них характерны анатропные, тенуинуцеллятные семяпочки с одним интегументом; одноклеточный археспорий, преобразующийся в мегаспороцит без отделения кроющей клетки; линейная тетрада мегаспор; зародышевый мешок Polygonum-типа; целлюлярный эндосперм, характеризующийся наличием одноклеточной халазальной и двуклеточной микропилярной гаусторий; Onagrad-тип эмбриогенеза; редуцированный зрелый зародыш; семенная кожура формируется из эндотелия и наружной эпидермы интегумента.

Однако изучение проростков у этих видов заразихи позволило выявить некоторые различия, касающиеся способа формирования апекса генеративного побега. Так, для *O. alsatica*, паразитирующего на диких многолетних растениях, характерен эндогенный способ заложения апекса побега в тканях клубенька. При этом происходит отмирание эпикотилярной зоны зародыша (Анисимова, неопубликованные данные). У *O. cumana*, поражающего в основном культурные однолетники, наряду с отмеченным существует и другой путь образования апекса генеративного побега — экзогенный, за счет преобразования эпикотилярной зоны зародыша (Терехин, Анисимова, 1978).

ЛИТЕРАТУРА

Бейлин И. Г. (1927). Хозяева заразих: *Orobanche ramosa* L. и *Orobanche cumana* Wallr. Вестн. опытн. дела. Воронеж, Коммуна. — Бейлин И. Г. (1968). Цветковые полупаразиты и паразиты. М., Наука. — Навашин М. С. (1936). Методика цитологического исследования для селекционных целей. М.; Л., Сельхозгиз. — Никитичева З. И. (1966). Эмбриология *Lathraea squamaria* L. (*Scrophulariaceae*). I. Бот. ж., 51, 11. — Никитичева З. И. (1970). Эмбриология паразитных представителей семейств *Scrophulariaceae* и *Orobanchaceae* в связи с их образом жизни. Автореф. канд. дис. Л. — Никитичева З. И. (1971). Эмбриогенез некоторых паразитирующих видов из семейств *Scrophulariaceae* и *Orobanchaceae*. Бот. ж., 56, 1. — Никитичева З. И. (1979). Развитие зародыша, эндосперма и семени у паразитных представителей сем. *Scrophulariaceae*. В кн.: Актуальные вопросы эмбриологии покрытосемянных растений. Л., Наука. — Никитичева З. И., Терехин Э. С. (1973). К эмбриологии *Tozzia alpina* L. (*Scrophulariaceae*). Бот. ж., 58, 5. — Никитичева З. И., Терехин Э. С. (1976). Развитие семени и проростка *Orobanche pallidiflora* Wimm. et Grab. (*Orobanchaceae*). Бот. ж., 61, 5. — Новопокровский И. В. (1928). О видах заразихи (*Orobanche*), поражающих культурные растения Дона и Северного Кавказа. Изв. Дон. инст. сельск. хоз. и мелиорации, 8. Новочеркасск. — Новопокровский И. В., Цвелев Н. Н. (1958). Семейство *Orobanchaceae*. В кн.: Флора СССР, 23. М.; Л., Изд. АН СССР. — Персидський Д. (1926). До ембріологї *Orobanche cumana* Wallr. і *O. ramosa* L. Вістн. Київск. бот. саду, 4. — Тахтаджян А. Л. (1966). Система и филогения цветковых растений. М.; Л., Наука. — Терехин Э. С. (1966). Эмбриология *Orobanchaceae*. I. *Phelypaea coccinea* (M. B.) Poir. Бот. ж., 51, 11. — Терехин Э. С. (1968). К проблеме редукции зародыша паразитных покрытосеменных растений. В кн.: Морфология высших растений, М., Наука. — Терехин Э. С. (1973). Эмбриология *Orobanchaceae*. II. К эмбриологии и экологии *Phacellanthus tubiflorus* Sieb. et Luck. Бот. ж., 58, 12. — Терехин Э. С. (1975). О способах, направлениях и эволюционном значении редукции биологических структур. Бот. ж., 60, 10. — Терехин Э. С. (1977). Паразитные цветковые растения. Эволюция онтогенеза и образа жизни. Л., Наука. — Терехин Э. С. (1979). Эмбриология *Orobanchaceae*. III. *Mannagettaea hummelii* H. Smith. Бот. ж., 64, 10. — Терехин Э. С., Анисимова Г. М. (1978). О некоторых особенностях развития *Orobanche cumana* Wallr. (*Orobanchaceae*). Бот. ж., 63, 6. — Терехин Э. С., Никитичева З. И. (1968). Послесеменное развитие паразитных *Angiospermae*. Метаморфоз. Бот. ж., 53, 1. — Терехин Э. С., Никитичева З. И. (1981). Семейство *Orobanchaceae*. Онтогенез и филогенез. Л., Наука. — Цвелёв Н. Н. (1981). Семейство *Orobanchaceae*. В кн.: Флора европейской части СССР, 5. Л., Наука. — Beck-Mannagetta G. R. (1890). Monographie der Gattung *Orobanche*. Bibl. Bot., 19. — Cassera J. D. (1935). Origin and development of the female gametophyte, endosperm and embryo in *Orobanche uniflora*. Bul. Torrey Bot. Club, 62. — Glišić L. M. (1929). Über die Endosperm und Haustorienbildung bei *Orobanche hederae* Duby und *O. gracilis* Sm. Bul. Inst. Jard. Bot. Univ. Belgrade, 2. — Johansen D. A. (1950). Plant embryology. Waltham, Mass., U. S. A. — Koch L. (1887). Die Entwicklungsgeschichte der Orobanchen mit besonderer Berücksichtigung ihrer Beziehungen zu den Kulturpflanzen. Heidelberg. — Krenner J. A. (1958). The natural history of the sunflower broomrape (*Orobanche cumana* Wallr.). Acta Bot. Acad. sci. Hung., 4, 1—2. — Soó R. (1972). Systematisch-nomenclatorische Bemerkungen zur Flora Mitteleuropas mit Beziehungen zur südosteuropäischen Flora. Feddes Repertorium, Berlin, 83, 3. — Tiagi B. (1951). Studies in the family *Orobanchaceae*. III. A contribution to the embryology of *Orobanche cernua* Loeffl. and *O. aegyptiaca* Pers. Phytomorphology, 1, 3—4. — Tiagi B. (1952a). Studies in the family *Orobanchaceae*. II. A contribution to the embryology of *Aeginetia indica* Linn. Bul. Torrey Bot. Club, 79, 1. — Taigi B. (1952b). A contribution to the embryology of *Cistanche tubulosa* Weight. Lloydia, 15, 3. — Taigi B. (1963). Studies in the family *Orobanchaceae*. IV. Embryology of *Boschniakia himalaica* Hook. and *B. tuberosa* (Hook.) Jepson, with remarks on the evolution of the family. Bot. Not., 116, 1. — Tiagi B. (1965). Studies in the family *Orobanchaceae*. VI. Development of the seed in *Conopholis americana* (L. Fil.) Wallr. Acta Bot. Acad. sci. Hung., 11, 1—2. — Tiagi B., Sankla N. (1963). Studies in the family *Orobanchaceae*. V. A contribution to the embryology of *Orobanche lucorum*. Bot. Mag., Tokyo, 76, 897.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 15 II 1982.

УДК 581.4 : 582.675

С. Н. Зиман

О СРАВНИТЕЛЬНОЙ МОРФОЛОГИИ И ФИЛОГЕНИИ РОДА *TROLLIUS* (*RANUNCULACEAE*)

S. N. ZIMAN. ABOUT COMPARATIVE MORPHOLOGY AND PHYLOGENY OF GENUS *TROLLIUS* (*RANUNCULACEAE*)

Род *Trollius* характеризуется вариабельностью многих морфологических признаков цветков, плодов, листьев и других органов на видовом и секционном уровнях, но признаки побегов устойчивы не только для видов, но и для секций данного рода. На основе сравнительно-морфологического анализа вегетативных и генеративных органов предложена схема, отражающая внутриродовые филогенетические связи в пределах рода *Trollius*.

Род *Trollius* L., относящийся к семейству *Ranunculaceae*, входит в трибу *Trollieae* Langlet. Он насчитывает в своем составе около 30 видов. Этот род привлек наше внимание константностью ряда морфологических признаков побегов, которые устойчивы не только у видов, но и на более высоком таксономическом уровне. Исследователи систематики и филогении этого рода всегда испытывали затруднения в связи с присущими его видам большой вариабельностью и взаимопереходами морфоструктур цветка, листьев и других органов.

Сведения по морфологии, систематике и эколого-географическим особенностям *Trollius* можно найти в монографиях и статьях, посвященных сем. *Ranunculaceae* (Prantl, 1887; Janchen, 1949; Жукова, 1958; Кемулариа-Натадзе, 1966; Tamura, 1966, и др.), а также в ряде флористических сводок (Franchet, 1886, 1888; Davis, 1900; Handel-Mazzetti, 1939; Малышев, 1965; Ohwi, 1965, Кожанчиков и др., 1971; Сидоренко, 1975; Чопик, 1976; Красноборов, 1976, и др.).

Наибольший интерес представляют данные авторов, специально изучавших род *Trollius* (Шипчинский, 1923, 1924; Бобров и др., 1937; Miyabe, 1943; Игошина, 1968; Doroszewska, 1974; Хохряков, 1976, 1977; Chrtek, Chrtkova, 1979, и др.).

Обработка рода *Trollius*, выполненная Н. В. Шипчинским, ценна тем, что содержит попытку вскрыть причины отсутствия четких морфологических различий между многими видами. Кроме того, анализируя эколого-географические особенности видов рода *Trollius* и их связи, автор пришел к выводу о восточноазиатском происхождении рода. Более древние виды рода, по Шипчинскому, должны произрастать в южной части родового ареала, молодые — занимать северные окраины.

Впоследствии пересмотр видового состава рода *Trollius* для территории Японии (в довоенных границах) был осуществлен K. Miyabe (1943). Для Восточной и Северо-Восточной Азии было описано 8 новых видов *Trollius* и подчеркнуты связь большинства видов этого рода с горными условиями, преобладание у горных видов примитивных признаков, а также роль гибридизации в формировании данного рода.

Таксономическую ревизию всего рода *Trollius* содержит опубликованная в 1974 г. монография A. Doroszewska «The genus *Trollius*. A taxonomical study». В отличие от предыдущих авторов, работавших преимущественно с гербарным материалом, Doroszewska изучала многие виды *Trollius* на опытном участке, в частности проводила эксперименты по их скрещиванию. В результате она полностью пересмотрела видовой состав *Trollius*.

Исследования Doroszewska подтвердили уже существовавшее в литературе мнение о нечеткости межвидовых различий в пределах данного рода. Большим шагом вперед по пути изучения рода *Trollius* было то, что Doroszewska выделила 7 секций (*Acaulitrollius*, *Pumilotrollius*, *Yunnanotrollius*, *Trollius*, *Longipetala*, *Laxotrollius*, *Insulaetrollius*); были обсуждены также возможные связи между ними. Несмотря на тщательность анализа, межсекционные морфологические различия также оказались нечеткими и автору пришлось вводить в диагностику секций данные о географическом распространении входящих в них видов. Морфологию вегетативных органов *Trollius* Doroszewska учитывала недостаточно, так, например, остались без внимания признаки побегов, их структура и циклы развития. Поэтому мы сочли целесообразным пересмотреть морфологические признаки этого таксона, обратив внимание на биоморфотипы и на особенности онтоморфогенеза.

Морфологические особенности вегетативных и генеративных органов всех видов рода *Trollius* были рассмотрены нами на гербарных материалах из 7 ботанических учреждений: Институт ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР (Киев), Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР (Ленинград), Центральный Сибирский ботанический сад СО АН СССР (Новосибирск), Институт ботаники АН ТаджССР (Душанбе), Институт ботаники АН КазССР (Алма-Ата), Институт ботаники АН ГССР (Тбилиси), Естественно-исторический музей (Будапешт). Материал для сравнительно-морфологического анализа *Trollius laxus* Salisb. был любезно прислан доктором C. Keener (США, Пенсильванский университет).

Кроме того, по 7 видам из трех секций мы использовали данные собственных сборов и наблюдений в природе во время экспедиций: *T. europaeus* L. — в ряде западных областей Украины в 1972—1979 гг.; *T. ranunculinus* (Smith) Stearn. — на Центральном (окрестности пос. Казбеги) и Северном (окрестности пос. Теберда) Кавказе — в 1978 г.; *T. asiaticus* L., *T. altaicus* C. A. Mey., *T. lilacinus* Bunge — на Алтае в 1977 г.; *T. komarovii* Pachom. — на Памиро-Алае (окрестности Анзобского перевала), *T. dschungaricus* Regel — на Северном Тянь-Шане (окрестности Алма-Атинского заповедника) в 1979 г. Мы изучали морфологию разновозрастных особей от проростков до взрослого генеративного состояния, обращая внимание на особенности побегообразования.

Следует отметить, что краткая характеристика жизненных форм в роде *Trollius* была опубликована нами ранее (Зиман, 1977), а литературные данные относились к небольшому количеству видов (Голубев, 1956; Csapody, 1968; Рысина, 1973; Васильева, 1974; Müller, 1978).

Цветки у всех видов рода *Trollius* актиноморфные, со спиральным расположением элементов. Околоцветник двойной. Чашечка состоит из 5—30 лепестковидных чашелистиков длиной 10—40 мм, желтых или оранжевых, широкоэллиптической формы. Венчик представлен 5—20 лепестковидными нектарниками длиной 2—40 мм, линейно-ланцетными или широкоэллиптическими, в нижней части с нектарной железкой. Тычинки многочисленные. Плодолистиков 5—20, завязи одногнездные многосемянные. Плоды — листовки, с носиком, содержат 3—9 продолговатых семян, мелких, с гладкой поверхностью.

Форма, размеры и число всех частей цветка у рода *Trollius* сильно варьируют не только внутри секций, но и у видов, что Doroszewska (1974) и другие связывают с процессами гибридизации. На фоне этого полиморфизма в пределах рода довольно четко просматривается тенденция к стабилизации числа чашелистиков. Однако цветки с пятичленной чашечкой (прогрессивный признак) встречаются у некоторых видов почти во всех секциях, выделенных Doroszewska. При сравнении секций по этому признаку, следовательно, нельзя судить об их филогенетических связях.

У многих видов рода *Trollius* соцветия цимоидные, нечетко отграниченные от вегетативной части побегов, фрондозного или фрондулозного типа. Есть также виды с одноцветковыми побегами, и, согласно нашим данным, это различие носит межсекционный характер (кроме секции *Insulaetrollius*). Нам представляется не случайным, что все виды с одноцветковыми побегами приурочены к экстремальным условиям альпийского пояса гор или тундр Арктики, которые вряд ли соответствуют исходным для данного рода. Поэтому мы склонны рассматривать одноцветковые побеги рода *Trollius* производными от цимоидных соцветий. Эта точка зрения близка к мнениям M. Tamura (1963) и G. Stebbins (1973) об эволюционных тенденциях соцветий в сем. *Ranunculaceae*.

Корреляция одноцветковых побегов рода *Trollius* с короткими лепестками (длиной 2—8 мм) их цветков позволяет предполагать, что в этом роде длинные лепестки примитивнее коротких.

Листья у видов рода *Trollius* простые, пальчато-рассеченные, с ромбическими или обратнояйцевидными сегментами, мелко- и острозубчатыми краями. Прикорневые листья более крупные, длинночерешковые, образуют розетку; стеблевые листья мелкие (иногда редуцированы), короткочерешковые или сидячие, с очередным расположением. Вариабельность листьев рода *Trollius* по форме и размерам весьма значительна, в том числе внутри многих видов.

Вместе с тем первые настоящие листья у ювенильных особей всех собранных нами в природе видов *Trollius* тройчато-лопастные или рассеченные, с цельными сегментами, что дает основание распространить на этот род предположение E. Kürbs (1973) о том, что в сем. *Ranunculaceae* тройчатые листья являются исходными по отношению к пальчато-рассеченным и листьям другой формы.

Знакомство с гербарным материалом показало, что два вида: *T. yunnanensis* (Franch.) Ulbr. и *T. papavereus* Schipcz., образующие секцию *Yunnanotrollius* Dor., во взрослом состоянии обладают тройчато-рассеченными листьями, отличаясь этим признаком от других видов данного рода. По-видимому, этому различию можно придавать эволюционное значение и считать секцию *Yunnanotrollius* по форме листьев наиболее примитивной.

Все виды рода *Trollius* являются травянистыми поликарпиками (Зиман, 1977), обладающими во взрослом состоянии розеточной структурой побегов, короткими корневищами и придаточной корневой системой. Вегетативное размножение отсутствует. Виды рода *Trollius* представляют собой гигрофиты или гигромезофиты, гелиофиты или семигелиофиты, для которых характерны раннее цветение и постфлоральное развитие побегов.

Изучение гербарных образцов видов рода *Trollius* показало наличие в пределах рода двух биоморфотипов, различающихся характером побегов взрослых особей. Все виды рода *Trollius* образуют соответственно две биоморфогруппы.

К первой биоморфогруппе относится 18 видов: все виды, входящие в состав секций *Trollius*, *Longipetala* Dor., *Yunnanotrollius*; часть видов *Insulaetrollius* Dor.; ко второй — 12 видов из секций *Acaulitrollius* Dor., *Pumilotrollius* Dor., *Laxotrollius* Dor.; 2 вида (*T. chartosepalus* Schipcz., *T. membranostylis* Hult.) — из секции *Insulaetrollius*.

Побеги видов первой биоморфогруппы полициклические, до цветения в течение ряда лет пребывают в вегетативной розеточной фазе, заканчиваются цимоидными малоцветковыми соцветиями, возобновляются симподиально. Корневища восходящие, обычно ветвятся (многоосные).

Видам второй биоморфогруппы присуще моноподиальное возобновление главного побега, сохраняющего на протяжении всей жизни вегетативную верхушку. Генеративные побеги развиваются из пазух верхних прикорневых листьев. Они одноцветковые, с редуцированными листьями или безлистные, однолетние. Корневища ортотропные, без ветвления (одноосные).

Из 7 видов, изучавшихся нами в природе, 5 (*T. europaeus*, *T. asiaticus*, *T. dschungaricus*, *T. altaicus*, *T. ranunculinus*) относятся к первому биоморфотипу, 2 (*T. lilacinus*, *T. komarovii*) — ко второму. Изучение особенностей развития побегов от проростков до генеративного состояния у вышеназванных видов показало наличие общих черт у возрастных стадий одного биоморфотипа. Это дало основание экстраполировать результаты наблюдений над 7 видами на весь род.

В первой биоморфогруппе у проростков (*T. europaeus* и др.) семядольные листья с продолговатой пластинкой, суженной к основанию и к верхушке, и длинными (10—15 мм) черешками, эпикотиль не развит, гипокотиль длиной 5—15 мм, прорастание надземное, главный корень нитевидный. Первый настоящий лист развивается в первый год жизни, имеет трехлопастную пластинку и цельнокрайные сегменты.

Ювенильные растения на протяжении нескольких лет обладают укороченными однолистными побегами, возобновляющимися и нарастающими моноподиально, а главный корень сменяется придаточными в первый или второй год жизни (рис. 1).

Базальная часть главного побега постепенно погружается в почву, превращаясь в эпигеогенное ортотропное корневище. Его терминальная часть, несущая верхушечную почку и розетку листьев с пластинками все увеличивающихся размеров и все усложняющейся формы, завершает свое развитие образованием однолетнего генеративного побега с удлиненными междоузлиями, мелкими очередными листьями и верхушечным цимоидным соцветием.

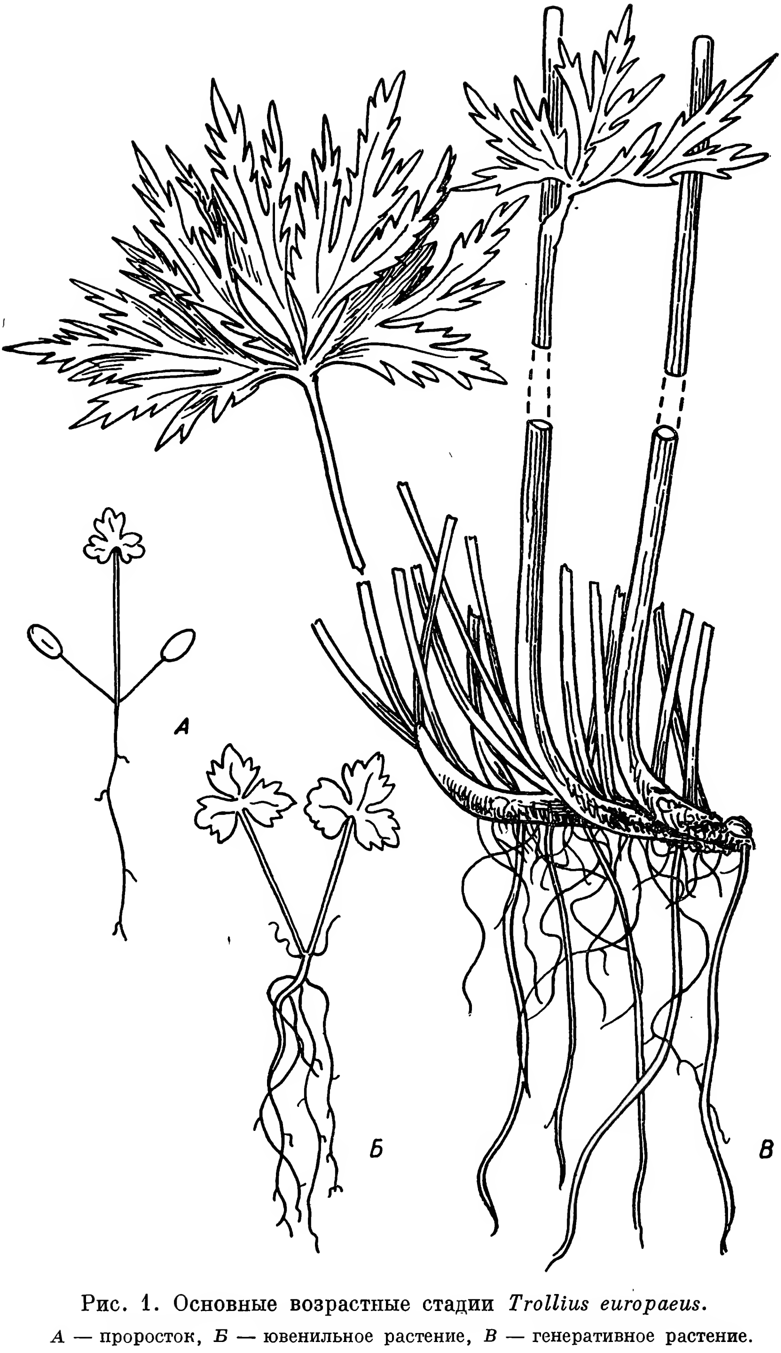


Рис. 1. Основные возрастные стадии *Trollius europaeus*.
А — проросток, *Б* — ювенильное растение, *В* — генеративное растение.

С переходом растений в генеративное состояние происходит замена моноподиального возобновления и нарастания симподиальным, так как побеги следующих порядков образуются из боковых почек, причем они, так же как и главный побег, несколько лет развиваются как розеточные укороченные и только впоследствии зацветают.

Переходя к генеративной фазе, побеги превращаются из одноосных в многоосные, корневище изменяет направление своего роста (от ортотропного к плагиотропному), а в его базальной части становятся заметными процессы отмирания.

Начальные этапы онтоморфогенеза у *T. lilacinus* и *T. komarovii*, относящихся ко второму биоморфотипу, весьма сходны с описанными у *T. europaeus* и др.

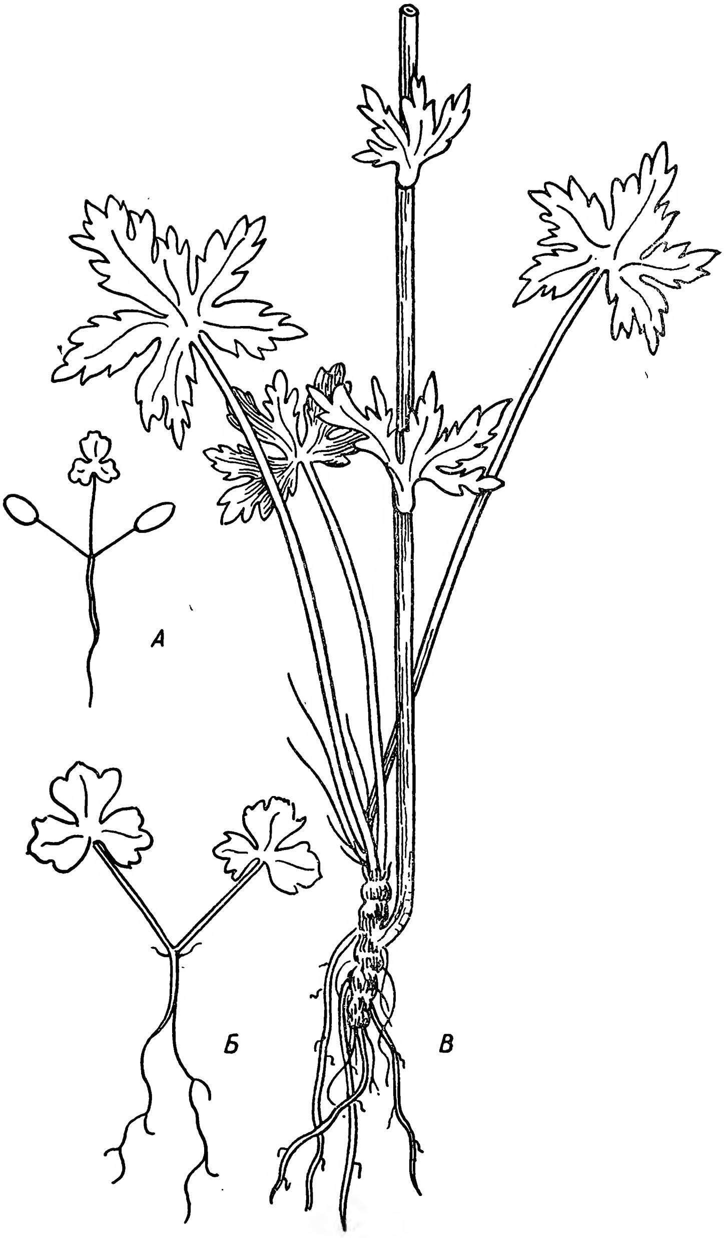


Рис. 2. Основные возрастные стадии *Trollius lilacinus*.
А—В — то же, что на рис. 1.

Прорастание наземное, форма семядольных листьев продолговато-эллиптическая, они быстро отмирают; нитевидный главный корень отмирает вскоре после появления первого настоящего листа с трехлопастной пластинкой и цельными сегментами.

Побеги ювенильных растений у этих видов, как и видов, относящихся к первому биоморфотипу, длительное время развиваются как укороченные однолистные, с превращением их базальной части в эпигеогенное ортотропное корневище.

Различия между побегообразованием в пределах описанных нами биоморфотипов рода *Trollius* становятся существенными только при переходе в генеративное состояние (рис. 2). Эти различия заключаются в том, что главный побег у *T. lilacinus* и других видов развивается как укороченный розеточный вегетативный (возобновляется и нарастает моноподиально) до конца жизни особи, а генеративные побеги (1—3) ежегодно формируются из пазушных почек в терминальной части главного побега. Генеративные побеги следует рассматривать как специализированные, так как они выполняют только функцию воспроизведения. Они, как уже отмечалось, одноцветковые, однолистные или малолистные (стеблевые листья редуцированы). Корневище на протяжении большого жизненного цикла сохраняет исходное ортотропное направление роста и не ветвится (одноосное).

Основываясь на современных представлениях о примитивности и подвинутости признаков побегообразования (Серебрякова, 1977), мы предполагаем, что первый биоморфотип рода *Trollius* эволюционно более примитивен, чем второй.

Пересмотрев эволюционное развитие наиболее существенных, на наш взгляд, признаков генеративных и вегетативных органов рода *Trollius*, мы попробовали уточнить внутриродовые филогенетические связи, включив в круг обсуждения также эколого-географические особенности видов, которые распространены исключительно в северном полушарии. В Азии произрастают виды большинства секций, в Европе и частично в Азии (Западная Сибирь, Кавказ, Передняя Азия) распространены виды одной секции (*Trollius*), в Северной Америке — тоже виды только одной секции (*Laxotrollius*). Виды рода *Trollius* почти отсутствуют на юге Евразии, встречаясь в тропических и субтропических районах только высоко в горах (Гималаи, Юньнаньское нагорье и др.), но на севере заходят за полярный круг.

Наибольшее число видов (около 20 из пяти секций) сосредоточено на сравнительно небольшом пространстве, относящемся к Восточноазиатской и Циркумбореальной областям (горы Южной Сибири, Средней Азии, Западного Китая и др.). По-видимому, можно предполагать, что именно эта территория сыграла наибольшую роль в дифференциации и распространении видов рода *Trollius*.

Анализ ареалов показал, что среди секций данного рода эндемичной является только одна — *Yunnanotrollius*, виды которой произрастают в китайских провинциях Юньнань, Сычуань и на северо-востоке Бирмы. Это не кажется нам случайным, так как вышеупомянутая территория запада Восточноазиатской области — это наиболее крупный на земном шаре рефугиум представителей семейства лютиковых (Зиман, 1982). Здесь, по нашим данным, произрастает свыше 300 видов, относящихся к 27 родам данного семейства, причем 8 родов эндемичны, а уровень видового эндемизма превышает 50%.

Поскольку виды секции *Yunnanotrollius* в пределах рода *Trollius* характеризуются наиболее примитивными признаками цветков (лепестковидные нектарники длиной 6—13 мм со сферическими железками), листьев (тройчато-рассеченные у взрослых особей) и побегов (полурозеточные полициклические с симподиальным возобновлением и нарастанием, многоосные, с цимоидными соцветиями), можно считать их наиболее близкими к исходной для данного рода группе. Наше мнение совпадает с высказанным в свое время Шипчинским (1923), рассматривавшим *T. yunnanensis* в качестве одного из наиболее древних видов этого рода, и расходится с мнением монографа рода Doroszewska (1974), выдвигавшей на эту роль секцию *Acaulitrollius* в связи с отсутствием между ее видами промежуточных форм.

Морфологические особенности цветков, листьев и побегов видов секции *Acaulitrollius* (лепестки длиной 2—8 мм, с медовыми железками в виде кармашков, пальчато-рассеченные листья, одиночные цветки, побеги двух типов) свидетельствуют о значительной эволюционной подвинутости данной группы видов.

Кроме того, условия, в которых произрастают виды секции *Yunnanotrollius* (горные хвойно-широколиственные леса), более подходящие к исходным для рода *Trollius*, чем условия произрастания видов секции *Acaulitrollius* (альпийский пояс высокогорья).

Согласно Doroszewska, секция *Yunnanotrollius* состоит из трех видов, включая *T. citrinus* Miyabe, обнаруженный (Miyabe, 1943) только однажды и в единственном экземпляре (на о. Хоккайдо, Япония), который был затем пересажен в ботанический сад Саппоро и наблюдался там автором. По-видимому, это единичный мутант, который вряд ли можно считать видом.

Следует отметить также дискуссионность видового состава секции *Acaulitrollius*, состоящей, согласно Doroszewska, из трех видов (изучавшегося нами в природе *T. lilacinus*, а также *T. acaulis* Lindl., *T. afghanicus* Hedge et Wendelbo, распространенных на западе Восточной Азии, в Средней Азии, частично в Передней Азии).

Один из этих видов — *T. lilacinus* выделен более 100 лет назад (Bunge, Ledebour, 1842) в самостоятельный род *Hegemone* на основании таких признаков цветка, как белая или голубоватая окраска, более твердая, почти перепончатая консистенция чашелистиков и их длительное неопадение.

Впоследствии некоторые исследователи семейства лютиковых и рода *Trollius* (Prantl, 1887; Бобров и др., 1937; Tamura, 1966; Doroszewska, 1974) не признали род *Hegemone*. Они считали, что различия между *T. lilacinus* и другими видами рода *Trollius* соответствуют межвидовому, а не межродовому уровню.

Литературные данные последних лет (Пахомова, 1972; Хохряков, 1977), а также наше повторное изучение морфологических особенностей видов рода *Trollius* подтвердили правоту мнения вышеупомянутых авторов. Так, оказалось, что сходные признаки (отсутствие желтой окраски чашелистиков и длительное их неопадение) присущи в большей или меньшей степени видам и из других секций, например *T. pumilus*, *T. komarovii*, *T. laxus*, *T. chartosepalus*. Наше главное возражение против выделения *T. lilacinus*, *T. chartosepalus* и других видов в род *Hegemone* заключается в том, что морфоструктура побегов у взрослых особей этих видов и характер их развития от проростка до генеративного состояния полностью находятся в пределах признаков рода *Trollius*.

Мы предполагаем, что первенцы рода *Trollius* дифференцировались в горных лесах теплоумеренной зоны в Восточной Азии. По-видимому, они представляли собой травянистые поликарпики с полурозеточными побегами и придаточной корневой системой с короткими корневищами.

Большое сходство в морфологии проростков и признаках ювенильных особей видов, относящихся во взрослом состоянии к разным биоморфотипам, дает основание считать, что древние представители рода *Trollius* принадлежали к одной жизненной форме. На основании анализа экологических особенностей современных *Trollius* можно предполагать, что различия в побегообразовании в пределах этого рода возникли в связи с расселением видов в разные условия.

Секция *Yunnanotrollius* является, по нашему мнению, не только эндемичной, но и реликтовой, так как ее виды сохранили в своем облике максимум примитивных черт. Дальнейшее развитие рода *Trollius* шло, по нашему представлению, в двух направлениях и сопровождалось дивергенцией его видов на две биоморфогруппы.

Представители первой группы широко распространились по территории Евразии, спустившись с гор в предгорья и равнины. В сырых и влажных опушечно-луговых местообитаниях они образовали многовидовой комплекс секций Trollius—Longipetala—Insulaetrollius. Жизненная форма видов этого комплекса близка к исходной, листья подвинутого типа, среди признаков цветка есть примитивные (неопределенное число чашелистиков, лепестки длиной 12—20 мм) и подвинутые (лепестки длиной 6—8 мм, кармашковидные нектарные железки и др.).

Вторая группа, состоящая из комплекса секций Acaulitrollius—Pumilotrollius, сформировалась при распространении части видов в альпийский пояс гор Восточной, Центральной и Средней Азии. В этих условиях выработалась биоморфоструктура, в которой многолетний цикл развития и постоянно вегетативное состояние главной оси, представляющей розеточный побег с укороченными междоузлиями, сочетаются с ежегодным развитием пазушных генеративных побегов, одноцветковых, безлистных или малолистных. У видов секций *Acaulitrollius* и *Pumilotrollius* цветки с короткими лепестками, нектарные железки различной формы или отсутствуют (*T. pumilus* D. Don, *T. ranunculoides* Hemsl. и др.).

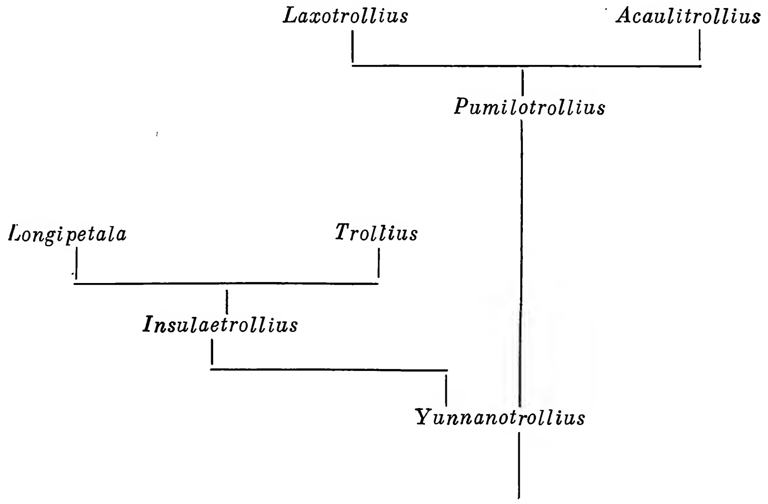
При распространении на северо-восток Азии часть видов второй биоморфогруппы (*T. chartosepalus*, *T. membranostylis* из секции *Insulaetrollius*) расселилась в тундровых местообитаниях, утратив строгую приуроченность к альпийскому поясу. По признакам жизненной формы, а также по форме элементов околоцветника эти виды ближе всего к представителям секции *Pumilotrollius* и, по-видимому, должны быть включены в последнюю.

В состав второй биоморфогруппы входит также монотипная секция *Laxotrollius*, состоящая из *T. laxus*, распространенного дизъюнктивно в Северной Америке (западные штаты США: Орегон, Невада, Нью-Мехико, провинции Канады: Альберта, Британская Колумбия, а также северо-восток США и Канады: Нью-Йорк, Пенсильвания, Квебек) по горным лугам и опушкам хвойных лесов. Вегетативные побеги у этого вида моноподиальные одиночные многолетние, генеративные — пазушные одноцветковые. Цветки с короткими лепестками и кармашковидными железками на лепестковидных нектарниках.

Судя по данным о возрасте большинства горных систем на территории Евразии, о палеоклимате ее территории (Синицын, 1965, и др.) и возрасте флористических комплексов, в которых виды рода *Trollius* принимают участие (Тахтаджян, 1946; Федоров, 1952, и др.), можно предполагать, что первичная дифференциация и расселение рода *Trollius* происходили в третичном периоде — в начале или середине неогена, а распространение его видов в Северную Америку — в конце миоцена и позднее, в составе общей палеарктической тепло-умеренной лесной флоры.

Таким образом, род *Trollius* характеризуется значительной вариабельностью многих морфологических признаков цветков, плодов и листьев, но обладает устойчивыми признаками побегов, в связи с чем может быть разделен на два комплекса секций (подрода).

Схема отражает предположительные филогенетические связи внутри рода *Trollius*.



ЛИТЕРАТУРА

Бобров Е. Г., Комаров В. Л., Шипчинский Н. В., Невский С. А., Булавкина А. А., Штейнберг Е. И., Юзепчук С. В. (1937). *Ranunculaceae*. В кн.: Флора СССР, 7. Л., Изд. АН СССР. — Васильева М. Ю. (1974). Морфологические особенности проростков некоторых видов лютиковых горного Алтая. Тез. докл. VI Всес. совещ. по вопр. изуч. и освоения флоры и растительности высокогорий, Ставрополь. — Голубев В. Н. (1956). К. онтогенезу корневищ кистекорневых растений. Бот. ж., 41, 2. — Жукова Н. А. (1958). Опыт построения системы семейства *Ranunculaceae* на основе анализа морфологического строя. В кн.: Проблемы ботаники. М.; Л., Изд. АН СССР. — Зиман С. Н. (1977). Обзор жизненных форм в сем. *Ranunculaceae* Juss. 1. *Helleboroideae*, *Isopyroideae*, *Coptidoideae*. В кн.: Нов. сист. выс. и низ. раст. Киев, Наукова думка. — Зиман С. М. (1982). Ботаніко-географічний аналіз родини *Ranunculaceae* Juss. Укр. бот. журн., 39, 5. — Игошина К. Н. (1968). О видах *Trollius* на Полярном Урале. Бот. ж., 53, 6. — Кемулариа-Натадзе Л. М. (1966). Раналиевые на Кавказе и их таксономия. Тбилиси, Мецниереба. — Кожанчиков В. И., Маценко А. Е., Петровский В. В., Ребристая О. В., Толмачев А. И., Юрцев Б. А. (1971). Арктическая флора СССР, 6. Л., Наука. — Красноборов И. М. (1976). Высокогорная флора Западного Саяна. Новосибирск, Наука. — Малышев Л. И. (1965). Высокогорная флора Восточного Саяна. Обзор сосудистых растений, особенности состава и флорогенезис. М.; Л., Наука. — Пахомова М. Г. (1972). Род *Trollius*. В кн.: Определитель растений Средней Азии, 3. Ташкент. Фан. — Рысина Г. П. (1973). Ранние этапы онтогенеза лесных травянистых растений Подмосковья. М., Наука. — Серебрякова Т. И. (1977). Об основных «архитектурных моделях» травянистых многолетников и модусах их преобразования. Бюл. МОИП, отд. биол., 5. — Сидоренко Г. Т. (1975). Род *Trollius* L. В кн.: Флора Таджикской ССР, 4, Л., Наука. — Синицын В. М. (1965). Палеогеография Азии. Л., Наука. — Тахтаджян А. Л. (1946). К истории развития растительности Армении. Тр. Бот. инст. АН АрмССР, 4. — Федоров Ан. А. (1952). История высокогорной флоры Кавказа в четвертичное время как пример автохтонного развития третичной флористической основы. В кн.: Материалы по четвертичному периоду СССР. М., Изд. АН СССР. — Хохряков А. П. (1976). Автохтонные и миграционные элементы Берингийского центра формообразования во флоре Колымского нагорья. В кн.: Берингия в кайнозое. Владивосток. — Хохряков А. П. (1977). О белоцветковой купальнице (*Trollius*) Северо-Восточной Азии. В кн.: Нов. сист. высш. раст. Л., Наука. — Чопик В. I. (1976). Високогірна флора Українських Карпат. Київ, Наукова думка. — Шипчинский Н. В. (1923). Новые и восстанавливаемые виды рода *Trollius*. Бот. материалы герб. Гл. бот. сада РСФСР, 4, 24. — Шипчинский Н. В. (1924). О географическом распространении видов рода *Trollius* и о генетической их связи. Изв. Гл. бот. сада РСФСР, 23, 1. — Bunge A., Ledebour C. F. (1842). Flora Rossica, 1. — Chrtek J., Chrtkova A. (1979). Taxonomische Bemerkungen zur Art *Trollius europaeus* s. l. in der Tschechoslowakei. Preslia, 51, 2. — Csapody V. (1968). Keimungs bestimmungs der Dicotyledonen. Budapest. Akad. Kiado. — Davis K. C. (1900). A taxonomic study of North American *Ranunculaceae*. Minaesota Bot. Stud. — Doroszewska A. (1974). The genus *Trollius*. A taxonomical study. Monogr. bot., 41. — Franchet A. (1886). Plantae Yunnannensis. *Ranunculaceae*. Bul. Soc. Bot. France, 33. — Franchet A. (1888). Plantae Davidianae ex Sinarum. — Janchen E. (1949). Die systematische Gliederung der Ranunculaceen und Berberidaceen. Denkschr. Akad. Wiss. Wien, math.-nat., 108, 4. — Handel-Mazzetti H. (1939). Plantae sinensis. Acta Horti Götoburg. — Kürbs E. (1973). Vergleichende entwicklung geschichtliche Studien on Ranunculaceen. Bot. Jahrb., 93, 1. — Miyabe K. (1943). On the species of *Trollius* in Japan. Acta Phytotax. Geobot., 13. — Müller F. M. (1978). Seedlings of the North-Western European lowland. The Hague, Boston. — Ohwi I. (1965). Flora of Japan. Washington. — Prantl K. (1887). Beitrage zur Morphologie und Systematik der Ranunculaceen. Bot. Jahrb., 9. — Stebbins G. L. (1973). Evolutionary trends in the inflorescence of angiosperms. Flora, 162, 6. — Tamura M. (1963). Morphology, ecology and phylogeny of *Ranunculaceae*. 2. Sci. Repts., 12, 2. — Tamura M. (1966). Morphology, ecology and phylogeny of *Ranunculaceae*. 6. Sci. Repts., 15, 1.

Институт ботаники АН УССР,
Киев.

Получено 3 VI 1980.

УДК 582.262.2 : 591.167.8

А. Ф. Лукницкая

О НЕКОТОРЫХ ФАКТОРАХ, ВЫЗЫВАЮЩИХ ПРОЦЕСС КОНЪЮГАЦИИ У ДЕСМИДИЕВЫХ ВОДОРОСЛЕЙ (*CHLOROPHYTA, DESMIDIALES*)

A. F. LUKNITSKAYA. ON SOME FACTORS INDUCING CONJUGATION IN DESMIDS (*CHLOROPHYTA, DESMIDIALES*)

Описывается серия опытов по стимулированию процесса конъюгации у *Closterium moniliferum* в лабораторных условиях. Изучались влияние интенсивности и продолжительности освещения на индуцирование процесса конъюгации, а также роль углекислого газа в возникновении и протекании этого процесса. Показано, что более существенным фактором для стимуляции процесса конъюгации является продолжительность освещения, а не его интенсивность. Роль углекислого газа как одного из факторов индуцирования процесса конъюгации пока не совсем ясна.

Настоящее исследование является продолжением начатой нами серии опытов по конъюгации у десмидиевых водорослей. Как было показано в предыдущей работе (Лукницкая, 1980), в молодой культуре *Closterium moniliferum* на агаре можно вызвать половой процесс с помощью только светового фактора, а для этого же вида и для молодой культуры *C. rostratum*, но в жидкой среде для стимуляции процесса конъюгации оказалось весьма полезным сочетание обогащения среды CO_2 с одновременным повышением интенсивности света.

Данная работа посвящена дальнейшему изучению роли интенсивности и продолжительности освещения и концентрации CO_2 в среде.

Материал и методика

В качестве объекта исследования был взят *Closterium moniliferum* (Bory) Ehr., собранный на Урале летом 1977 г. и выделенный в клональную культуру в октябре этого же года. Вегетативный рост водоросли осуществлялся на твердой или жидкой питательной среде Вариса при температуре 20 °С и освещении 1500 лк 12 ч в сутки в течение 15 дней (Лукницкая, 1980). Изучение вышеназванных факторов проводили с помощью методов математического планирования эксперимента (Максимов, Федоров, 1969; Лукницкая, Максимов, 1976). Преимуществом этих методов является возможность одновременного изучения большого числа факторов, действующих в системе, и оценки их межфакторных взаимодействий.

Для планирования были взяты матрицы полного факторного эксперимента для двух и трех факторов, находящихся на двух выбранных уровнях — верхнем и нижнем (сокращенно это записывается как ПФЭ 2^2 и ПФЭ 3^2).

План ПФЭ 2^2 в данном случае выглядит так

u	x_1	x_2
1	(—) 1500	(—) 12
2	(+) 2600	(—) 12
3	(—) 1500	(+) 18
4	(+) 2600	(+) 18

где x_1 — интенсивность освещения (лк), x_2 — продолжительность освещения в течение суток (ч), (+) — верхний уровень фактора, (—) — нижний уровень фактора, u — номер варианта. К этому плану были добавлены еще два контрольных варианта: K_1 — интенсивность освещения 5000 лк в течение 12 ч, K_2 — та же интенсивность освещения, но в течение 18 ч.

В плане эксперимента для трех факторов мы изучали еще влияние различной концентрации CO_2 в среде, для чего применялась карбонатно-бикарбонатная буферная смесь Варбурга, обычно используемая при определении фотосинтеза у высших растений (Гавриленко и др., 1975). Эта смесь состоит из Na_2CO_3 и $NaHCO_3$ в соотношении 1.5 : 8.5. Для опыта были взяты смеси растворов этих солей в концентрации каждая по 0.1 и 0.5 М и в качестве контроля — 5%-й раствор бикарбоната натрия (предложенный ранее для опытов с обогащением среды CO_2). Чтобы получить смесь нужной концентрации, готовят вначале растворы солей выбранной концентрации и смешивают их в вышеуказанной пропорции. Было установлено, что 0.1 М $NaHCO_3$ соответствует концентрации этой соли в 0.84%, 0.5 М — 4.2%, а 5% $NaHCO_3$ — 0.6 М. При этих условиях план ПФЭ 3^2 определяется следующей схемой

u	x_1	x_2	x_3
1	(—) 1500	(—) 12	(—) 0.1
2	(+) 5000	(—) 12	(—) 0.1
3	(—) 1500	(+) 18	(—) 0.1
4	(+) 5000	(+) 18	(—) 0.1
5	(—) 1500	(—) 12	(+) 0.5
6	(+) 5000	(—) 12	(+) 0.5
7	(—) 1500	(+) 18	(+) 0.5
8	(+) 5000	(+) 18	(+) 0.5

где x_3 — концентрация CO_2 в среде, а остальные обозначения те же, что и ранее.

Такие уровни интенсивности и продолжительности освещения были взяты в связи с тем, что существует мнение, согласно которому для полового процесса и вегетативного размножения требуются неодинаковые интенсивность силы света и ее продолжительность, причем для вегетативного роста гораздо более низкие.

Помимо основных восьми вариантов опыта ПФЭ 3^2, были взяты еще дополнительные контрольные серии: № 9 — 5000 лк в течение 18 ч в сутки и CO_2 в виде 5%-го раствора $NaHCO_3$; № 10 — 2600 лк в течение 18 ч в сутки и CO_2 в виде смеси растворов вышеуказанных солей в концентрации по 0.5 М каждая; № 11 — 2600 лк 18 ч в сутки и CO_2 — соответственно в концентрации по 0.1 М;

№ 12 — 2600 лк 12 ч в сутки и CO_2 — также по 0.1 М; № 13 — 2600 лк 12 ч в сутки и CO_2 — по 0.5 М и без дополнительного обогащения среды CO_2; № 14 — 5000 лк 18 ч в сутки; № 15 — 1500 лк 18 ч в сутки; № 16 — 2600 лк 18 ч в сутки.

Материал для опытов выращивали не менее 15 дней на жидкой или твердой среде Вариса в терморегулируемой камере при освещении 1500 лк в течение 12 ч в сутки и температуре 19—20 °С. Опыты проводили с культурами на агаре и на жидкой среде. В опытах на агаре водоросли, выращенные в обычных чашках Петри, пересевали на свежий агар в значительно меньшие по размеру чашки Петри, заклеивали их во избежание подсыхания лейкопластырем и ставили в условия, запланированные по ПФЭ 2^2. В опытах с жидкой средой большие чашки Петри заполняли на $^1/_3$ либо 5%-м раствором $NaHCO_3$, либо смесью растворов солей различной концентрации, либо дистиллированной водой в случае вариантов без обогащения среды CO_2. В этих чашках находились маленькие чашки Петри с часовыми стеклами, в которые помещали по капле с водорослями. Большие чашки Петри заклеивали во избежание подсыхания лейкопластырем и ставили в условия, предусмотренные по ПФЭ 3^2 и дополнительным вариантам этого эксперимента.

В период вегетативного деления и роста клетки *Closterium moniliferum* имеют нежно-зеленый цвет, хорошо выраженные хлоропласты и пиреноиды. Это состояние клеток можно назвать «спокойным». У большинства десмидиевых половая индукция обнаруживается по накоплению крахмала и липидов по всей клетке. В этом случае клетки *C. moniliferum* выглядят гомогенными, темно-зелеными с коричневатым оттенком. Пиреноиды не видны. Это состояние клеток можно назвать «возбужденным».

Результаты исследования

Опыты на агаре. На основании первой серии опытов, проведенных по плану факторного эксперимента для x_1 и x_2 3 I 1980, было выяснено, что зиготы образуются на агаре только при освещенности более 1500 лк и что для протекания процесса конъюгации весьма существенным фактором является, по-видимому, продолжительность ежедневного светового воздействия. Так, при освещении в течение 12 ч в сутки процесса конъюгации не было ни в одном из изученных вариантов — ни при 1500, ни при 2600, ни даже при 5000 лк. Во всех этих случаях происходит только вегетативное деление клеток, скорость которого возрастает по мере увеличения интенсивности освещения. В этой серии опытов зиготы образовались только в двух вариантах: на 12-й день при 2600 лк и на 9—11-й день при 5000 лк, когда продолжительность освещения составляла 18 ч в сутки.

В следующей серии опытов, поставленных по этому же плану 25 февраля, зиготы образовались на 16—17-й день только при освещенности 2600 лк в течение 18 ч в сутки. Так же, как и в предыдущей серии, при освещенности ниже 2600 лк и при длительности освещения в течение 12 ч в сутки имело место только вегетативное деление клеток.

Эти результаты дали основание в дальнейшем из этой серии опытов исследовать в трехкратной повторности только те варианты, в которых продолжительность освещения составляла 18 ч в сутки, а именно варианты №№ 3, 4 и K_2. Опыт был поставлен 27 V 1980, однако ни в одном из вариантов образование зигот не было отмечено. При 1500 лк шло только вегетативное деление; при 2600 лк вегетативное деление шло несколько первых дней, затем клетки явно перешли в возбужденное состояние, которое держалось в течение нескольких дней, после чего они вновь перешли к вегетативному делению; при 5000 лк было замечено, что уже на 3-й день клетки начали переходить в возбужденное состояние, которое сопровождалось хаотичным расположением их и усиленным выделением слизи в колониях. Такое положение длилось в течение 6—8 дней, при этом увеличение числа клеток практически не происходило, т. е. темп деления клеток явно замедлился, но конъюгация так и не наступила.

В следующей серии опытов 2 II 1981 также в трехкратной повторности эти же варианты были вновь воспроизведены, но уже с целью выяснения вопроса о влиянии плотности расположения клеток в колонии на возникновение и протекание конъюгации. Оказалось, что этот последний фактор никакого существенного влияния на индуцирование полового процесса не оказывает. Состояние клеток, процесс их деления, переход из спокойного состояния в возбужденное и наоборот, и на этот раз полностью совпали с результатами предыдущих опытов, т. е. нигде не наблюдалось образования зигот. Пока еще не совсем ясна причина отсутствия образования зигот в последних сериях опытов.

Опыты в жидкой среде. Для выяснения роли углекислого газа в протекании процесса конъюгации у десмидиевых водорослей проводились серии опытов на жидкой среде по плану факторного эксперимента для трех факторов: интенсивность x_1 и продолжительность x_2 освещения и концентрация CO_2 x_3 в окружающей среде.

На основании результатов, полученных из этих опытов, можно сделать дополнительные и уточняющие выводы.

Во-первых, освещенность 1500, 2600 и даже 5000 лк в течение 12 ч не вызывает процесса конъюгации у данного вида, что подтверждает выводы, полученные по факторному эксперименту для двух факторов. Во-вторых, эта же интенсивность освещения, но в течение 18 ч в сутки стимулировала процесс конъюгации и образование зигот на 11—12-й день. Следует отметить тот факт, что когда образование зигот проходило без CO_2 (на агаре), то интенсивность 1500 лк была недостаточна для вызывания полового процесса, а когда этому сопутствовало обогащение среды CO_2, зиготы образовывались. В-третьих, в случае интенсивности освещения 5000 лк образование зигот наблюдалось даже без специального обогащения среды CO_2. И, в-четвертых, освещенности 2600 лк в течение 18 ч достаточно для образования зигот не только при дополнительном обогащении среды CO_2, но даже и без него. Судя по полученным данным, концентрация CO_2 главной роли в процессе конъюгации не играет, так как количество и скорость образования зигот существенно не менялись с изменением концентрации насыщения среды CO_2.

Далее, к опытам и в жидкой среде мы решили добавить к восьми основным вариантам ПФЭ 3^2 не только вариант № 9 (условия для образования зигот, которыми предлагал пользоваться R. Starr, 1955a, b), но и еще пять вариантов, чтобы выяснить, что будет происходить при освещенности, близкой к средней между освещенностью для вегетативного размножения (1500 лк) и освещенностью, при которой происходила стимуляция процесса конъюгации (5000 лк), т. е. при 2600 лк, так как при этой освещенности в течение 18 ч в сутки на агаре образовывались зиготы. Были добавлены варианты с № 10 по № 14. В этих опытах, так же как и в предыдущем, во всех вариантах, где продолжительность освещения была 12 ч в сутки (варианты №№ 1, 2, 5, 6, 12, 13), не было отмечено ни образования зигот, ни конъюгирующих клеток, хотя на 7—8-й день в вариантах №№ 2, 6, 12 и 13 клетки перешли в возбужденное состояние, которое в дальнейшем не вылилось в процесс конъюгации. Следует отметить, что при освещенности 1500 лк в рассматриваемых случаях клетки были спокойные в течение всего опыта. В остальных вариантах, где продолжительность освещения была 18 ч в сутки, зиготы образовывались. При освещенности 2600 и 5000 лк начало зиготообразования было отмечено на 5—6-й день. Создается впечатление, что CO_2 заметного влияния на число образовавшихся зигот не оказывает, если освещенность не ниже 2600 лк, так как в случае 5000 лк зиготы образовывались даже без обогащения среды CO_2. Вероятно, освещенности 2600 лк в течение 18 ч в сутки также достаточно для образования зигот как в присутствии CO_2, так и без него, а 18-часового освещения интенсивностью 1500 лк в отсутствие CO_2 недостаточно для начала процесса конъюгации.

В следующей серии опытов, поставленной 27 V 1980, мы остановились на всех вариантах, где продолжительность освещения составляла 18 ч, и попытались выяснить, как будет вести себя молодая 15-дневная культура клостериума, помещенная в различные условия освещения, без обогащения углекислым газом (варианты №№ 14, 15, 16). Кроме того, были повторены еще раз все соответствующие варианты ПФЭ 3^2 (№№ 3, 4, 7, 8), а также дополнительные к ним №№ 9, 10, 11. Каждый вариант был поставлен в трехкратной повторности.

Во всех вариантах этой серии опытов за исключением № 7, который по ряду обстоятельств нами не учитывался, и № 9, который не дал зигот, можно было проследить различные стадии конъюгации и затем образование зигот, хотя обильного образования зигот нигде (за исключением варианта № 4) не наблюдалось. Эти опыты еще раз наводят на мысль, что обилие CO_2 не обязательно для возникновения конъюгации. Клетки переходили в возбужденное состояние на 2—3-й день при освещенности 2600 и 5000 лк, а при 1500 лк это состояние было «размазанным», пиреноиды исчезали только на 4—5-й день.

И в последней серии опытов, поставленной 2 II 1981, в которой были повторены варианты №№ 3, 7, 9, 15, мы решили проверить, может ли интенсивность освещения 1500 лк в течение 18 ч в сутки вызывать половой процесс у клеток 15-дневной культуры клостериума. Оказалось, что в этих условиях идет очень слабая сексуализация клеток как в присутствии углекислого газа, так и без него. Клетки в течение недели переходят в возбужденное состояние, и только на 11-й день наблюдалось единичное образование зигот. В варианте № 9 (5000 лк, 18 ч в сутки, 5% $NaHCO_3$) зиготы образовались на 5-й день, а клетки пришли в возбужденное состояние на 2—3-й день. Следовательно, и последняя серия опытов также свидетельствует о том, что для индуцирования процесса конъюгации наиболее существенным фактором является продолжительность светового воздействия, а наличие CO_2, по-видимому, несколько ускоряет переход клеток из спокойного состояния в возбужденное.

Обсуждение

Большинство исследователей в настоящее время различают следующие морфологические стадии в процессе конъюгации у рода *Closterium* (Dubois-Tylski, 1972; Hogetsu, Yokoyama, 1979) (см. рисунок): *1* — стадия формирования пар клеток; возбужденные клетки делятся и затем из них складываются пары. Обычно это происходит во время световой фазы; *2* — стадия предконъюгационного митоза и собственно конъюгации. Объединенные в пары клетки могут жить сближенными на свету в течение продолжительного времени (до 48 ч). Обычно за несколько часов до окончания световой фазы у пары клеток происходят синхронный митоз и деление, в результате чего образуются 4 дочерние полуклетки. Затем на них возникают встречные гиалиновые выросты, переходящие в конъюгационный канал. В нем происходит слияние протопластов полуклеток, функционирующих как гаметы, и образуются 2 зиготы; *3* — стадия образования зиготы и затем зигоспоры.

Образовавшаяся зигота имеет вначале тонкую и ясную пектоцеллюлозную оболочку. В темно-зеленом содержимом можно видеть хлоропласты и пиреноиды. Через 48 ч появляется плотная коричневая оболочка, которая состоит из трех слоев: наружного — экзоспория, среднего — мезоспория и внутреннего — эндоспория. С этого момента можно говорить о зигоспоре. Прорастает зигоспора после периода покоя.

Необходимо отметить, что до сих пор нет единого мнения о возможных факторах, стимулирующих процесс конъюгации у десмидиевых. Так, у *Closterium ehrenbergii* был вызван процесс конъюгации с помощью света и недостатка в среде азота (Biebel, 1964; Hogetsu, Yokoyama, 1979). Следует также сказать, что если продолжительность освещения для индуцирования конъюгации в литературе указывается приблизительно одна и та же — 16—18-часовой режим, то данные по интенсивности освещения очень разноречивы и колеблются от 2600 до 18 000 лк (Starr, 1959; Biebel, 1964; Dubois-Tylski, 1972; Hamada, 1978; Ueno, Sasaki, 1978; Hogetsu, Yokoyama, 1979).

Результаты наших опытов показали, что для стимулирования процесса конъюгации у клостериума в лабораторных условиях наиболее важными факторами являются, по-видимому, продолжительность и интенсивность освещения. Интенсивность освещения ниже 2600 лк оказалась малоэффективной как в опытах на твердой (агар), так и на жидкой питательной среде. В последнем случае очень незначительную сексуализацию клеток можно было получить с по-

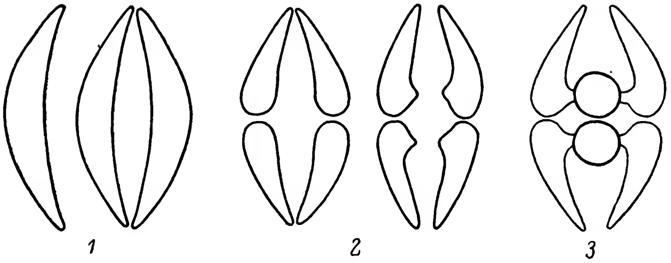


Схема основных стадий процесса конъюгации у *Closterium moniliferum*.

мощью обогащения среды CO_2. Интенсивность освещения в 5000 лк можно рассматривать как наиболее удобную для быстрого перехода вегетативных клеток к конъюгации и дальнейшего протекания этого процесса, но продолжительность светового воздействия при этом должна быть свыше 12 ч. В наших опытах 12-часовая продолжительность освещения не вызывала сексуализации клеток даже при интенсивности освещения в 5000 лк. По нашим наблюдениям, легче было вызвать процесс конъюгации у клеток в жидкой среде, чем на агаре, хотя некоторые авторы считают агар более удобным субстратом для этих целей (например, Dubois-Tylski, 1971, 1972, 1973).

Роль углекислого газа в процессе конъюгации не совсем ясна. В наших опытах различие в числе образовавшихся зигот не было связано с разной концентрацией CO_2 в среде — иногда зигот образовывалось даже больше при наличии смеси $NaHCO_3$ и Na_2CO_3 по 0.1, а не по 0.5 M. В какой-то степени обогащение среды CO_2, по нашим наблюдениям, ускоряет процесс сексуализации клеток клостериума, но этот же процесс идет и в отсутствие дополнительного источника CO_2. Возможно, что обогащение среды CO_2 действует косвенно как стимулятор процесса фотосинтеза, а последний в свою очередь, по мнению некоторых авторов, связан с процессом конъюгации (Starr, 1955a, b; Tassigny, 1971). Существует и другое мнение, согласно которому увеличение концентрации CO_2 для конъюгации необязательно и даже вредно (Pickett-Heaps, Fowke, 1971).

Во всяком случае несомненно, что начальные стадии сексуализации клеток и формирования их в пары непосредственно зависят от внешних факторов, например света. Интересно, что увеличение интенсивности освещения или светового периода может вызвать даже обратный процесс — распадение пар клеток и возвращение их к вегетативному делению, однако после образования конъюгационного канала процесс уже необратим, несмотря на то, какие бы ни были условия освещения (Tassigny, 1971).

Таким образом, на вопросы, что же определяет половое возбуждение клеток и почему некоторые клетки являются более чувствительными к световому стимулированию или реагируют на него более быстро, ответа пока никто не дает. Есть предположение, что эти явления в какой-то степени регулируются генетическим путем (Dubois-Tylski, 1972). Существенно, что при прорастании зиготы обязательно образуются два совместимых половых типа клеток (Tassigny, 1971).

Кроме того, было показано, что половое возбуждение не передается от клетки к клетке через соприкосновение. Тесный контакт одной или нескольких пар возбужденных клеток с вегетативными в одной и той же колонии не вызывает возбуждения вегетативных клеток. Экспериментальное формирование пар из возбужденной и вегетативной клеток никогда не приводило к конъюгации. Половое возбуждение передается только при делении пополам: на стадии формирования пар клеток оно обратимо (Dubois-Tylski, 1972).

Как известно, систематика десмидиевых водорослей построена в настоящее время в основном на морфологических признаках вегетативных клеток. Это объясняется тем, что встретить и проследить конъюгацию в природных условиях у этих водорослей очень трудно, а попытки искусственного получения зигоспор были долгое время совершенно безуспешными. Тот факт, что в последнее время удалось в лабораторных условиях получать у десмидиевых зигоспоры, позволяет надеяться, что в дальнейшем можно будет в трудных и сомнительных случаях пересмотреть систематику отдельных видов с учетом особенностей их конъюгации, размеров и строения зигоспор. Об этом свидетельствует ряд работ, появившихся в последнее время. Так, например J. Růžička (1975a, b, 1976) считает возможным произвести такой пересмотр, в частности для рода *Closterium*. Экспериментальным путем было установлено, что признаки полового размножения у комплекса Closterium «venus» и «dianae» менее изменчивы, чем видовые различия вегетативных клеток. Кроме того, установление различий между видами этого рода затруднено ввиду большого сходства морфологических признаков вегетативных клеток. Предполагается, что половые морфологические признаки являются здесь основными при идентификации и описании таксонов групп «venus» и «dianae» (Cook, 1963). С помощью экспериментального изучения полового процесса у двух таксонов рода *Pleurotaenium* — *P. trabecula* var. *mediolaeve* и *P. ehrenbergii*, которые по морфологии вегетативных клеток отличаются друг от друга только по числу апикальных бугорков, были обнаружены значительные различия в процессе конъюгации (Ling, 1971). Тем же путем было показано в клональных культурах *P. ehrenbergii*, *P. mamillatum* и *P. coronatum*, что все они являются представителями одного и того же биологического вида — *P. ehrenbergii* (Ling, Tyler, 1974). Наконец, японские ученые, тщательно изучив клоны водорослей комплекса Closterium peracerosum — strigosum — littorale из различных местообитаний, культивируемых при определенных стандартных условиях, показали, что часто наблюдаемые морфологические вариации среди местных популяций комплекса являются результатом лишь фенотипических модификаций, вызванных местными экологическими факторами (Watanabe, Ichimura, 1978a, b). Позже на основании процессов конъюгации они показали, что эти клоны состоят из трех биологически различных групп, которые являются морфологически отчетливыми и полностью изолированными друг от друга, т. е. каждая группа — самостоятельная эволюционная единица (Watanabe, Ichimura, 1978a, b). Эти авторы с помощью тех же методов провели таксономический пересмотр 9 таксонов комплекса Closterium calosporum на уровне видов, разновидностей и форм. В результате из этого комплекса были выделены новый вид *C. selenastrum* и 4 новых разновидности: *C. calosporum* var. *himalayense* и *C. spinosporum* var. *malaysiense*, var. *ryukyuense* и var. *crassum* (Ichimura, Watanabe, 1974; Watanabe, 1978, 1979).

Таким образом, изучение полового процесса и зиготообразования у десмидиевых водорослей представляет большой научный интерес и во многих случаях является совершенно необходимым для решения целого ряда спорных вопросов, накопившихся в таксономии этой группы водорослей. Детали, полученные при изучении полового процесса у десмидиевых водорослей, позволят тщательнее разобраться в филогении рода *Closterium*, которую трудно установить только по морфологии клетки, крайне упрощенной у этого рода.

ЛИТЕРАТУРА

Гавриленко В. Ф., Ладыгина М. Е., Хандобина Л. М. (1975). Большой практикум по физиологии растений. Фотосинтез. Дыхание. М., Высшая школа. — Лукницкая А. Ф. (1980). Опыт искусственного получения зигот у некоторых десмидиевых водорослей (*Chlorophyta*, *Desmidiales*) в лабораторных условиях. Бот. ж., 65, 9. — Лукницкая А. Ф., Максимов В. Н. (1976). Применение метода математического планирования эксперимента при культивировании десмидиевых водорослей. Бот. ж., 61, 4. — Максимов В. Н., Федоров В. Д. (1969). Применение методов математического планирования эксперимента при отыскании оптимальных условий культивирования микроорганизмов. М., Изд. МГУ. — Biebel P. (1964). The sexual cycle of *Netrium digitus*. Amer. J. Bot., 51, 7. — Cook P. W. (1963). Variation in vegetative and sexual morphology among the small curved species of *Closterium*. Phycologia, 3, 1. — Dubois-Tylski Th. (1971). Modification ultrastructureles au cours de l'induction chez *Closterium moniliferum*. Comm. I Symp. Desmidiées. Biber. — Dubois-Tylski Th. (1972). Le cycle de *Closterium moniliferum* in vitro. Mém. Soc. Bot. France. — Dubois-Tylski Th. (1973). La conjugaison en culture in vitro chez *Closterium rostratum* Ehrbg. Bul. Soc. Bot. France, 120. — Hamada J. (1978). Studies on several environmental factors for zygote formation and germination of *Closterium ehrenbergii*. Bot. Mag. Tokyo, 91. — Hogetsu T., Yokoyama M. (1979). Light, a nitrogen — depleted medium and cell-cell interaction in the conjugation process of *Closterium ehrenbergii* Meneghini. Plant and Cell Physiol., 20, 4. — Ichimura T., Watanabe M. (1974). The Closterium calosporum complex from the Ryukyu

Islands. Variation and taxonomical problems. Mem. Nat. Sci. Mus., 7. — Ichimura T., Watanabe M. M. (1976). Biosystematic studies of the Closterium peracerosum—strigosum—littorale complex. I. Morphological variation among the inbreeding populations and on experimental demonstration for source of the cell size variation. Bot. Mag. Tokyo, 89. — Ling H. U. (1971). Taxonomic implications of sexual reproduction in some desmids. Austral. Soc. Limnol. Bul., 4. — Ling H. U., Tyler P. A. (1974). Interspecific hybridity in the desmid genus *Pleurotaenium.* J. Phycol., 10, 2. — Pickett-Heaps J. D., Fowke L. C. (1971). Conjugation in the desmid *Closterium littorale.* J. Phycol., 7, 1. — Růžička J. (1975a). Erwägungen über die Taxonomie der Gattung *Closterium.* I. Preslia, 47, 3. — Růžička J. (1975b). Erwägungen über die Taxonomie der Gattung *Closterium.* II. Preslia, 47, 4. — Růžička J. (1976). Erwägungen über die Taxonomie der Gattung *Closterium.* III. Preslia, 48, 1. — Starr R. C. (1955a). Zygospore germination in *Cosmarium botrytis* var. *subtumidum.* Amer. J. Bot., 42, 7. — Starr R. C. (1955b). Isolation of sexual strains of placoderm Desmids. Bul. Torr. Bot. Club, 82, 4. — Starr R. C. (1959). Sexual reproduction in certain species of *Cosmarium.* Arch. Protistenk., 104, 1. — Tassigny M. (1971). La sexualité des Desmidiées. L'année Biol., 10, 7. — Ueno T., Sasaki K. (1978). Light dependency of the mating process in *Closterium acerosum.* Plant and Cell Physiol., 19, 2. — Watanabe M. (1978, 1979). A taxonomic study of the Closterium calosporum complex (1, 2). Bul. Nat. Sci. Mus., 4, 4; 5, 1. — Watanabe M. M., Ichimura T. (1978a). Biosystematic studies of the Closterium peracerosum—strigosum—littorale complex. II. Reproductive isolation and morphological variation among several populations from the Northern Kanto Area in Japan. Bot. Mag. Tokyo, 91. — Watanabe M. M. Ichimura T. (1978b). Biosystematic studies of the Closterium peracerosum—strigosum—littorale complex. III. Degrees of sexual isolation among the three population groups from the Northern Kanto. Area. Bot. Mag. Tokyo, 91.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 2 XI 1982.

УДК 581.132

Т. И. Иванова, Т. К. Головко

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ МЕЧЕНЫХ АССИМИЛЯТОВ ДЛЯ РОСТА И ДЫХАНИЯ РАСТЕНИЙ ОСТРОВА ВРАНГЕЛЯ

T. I. IVANOVA, T. K. GOLOVKO. THE USE OF THE MARKID ASSIMILATES FOR THE GROWTH AND RESPIRATION OF PLANTS FROM THE WRANGEL ISLAND

Изучены распределение по органам и использование меченого углерода, ассимилированного в процессе фотосинтеза, у арктических растений, помещенных на продолжительное время в темноту. Выявлен двухфазный характер изменений содержания меченого углерода в отдельных органах и целом растении при темновом метаболизме. Расчеты показали, что эффективность превращения ассимилятов в биомассу растения не превышает 40—60%.

Изучение физиологических основ продуктивности арктических растений — одна из важнейших проблем экологической физиологии. Известно, что основными факторами продукционного процесса являются фотосинтез, дыхание и рост. Однако большое влияние на продуктивность, возможно, через регуляцию фотосинтеза, оказывает также скорость оттока ассимилятов из фотосинтезирующих органов (Любименко, 1963; Ничипоренко, 1972; Evans, 1975; Мокроносов, 1978). Определение скоростей оттока и накопления ассимилятов в разных органах растений может приблизить нас к пониманию закономерностей накопления биомассы арктическими растениями и, кроме того, расширить наши представления об адаптации этих растений к условиям их произрастания. Сведений об этой важной стороне жизнедеятельности растений, обитающих в суровых условиях Арктики, очень мало (Allessio, Tieszen, 1973; Johansson, 1974; Tieszen et al., 1974; Johnson, Tieszen, 1976; Назаров, 1978).

О. В. Заленский с сотрудниками одними из первых начали исследовать распределение углерода по органам растений во время длительных экспозиций

(Заленский, 1955; Заленский и др., 1955). Эксперименты, выполненные на Памирской биостанции в 1954 г., показали, что низкая ночная температура (0°) влияет на количественное распределение ассимилятов по органам растения. В связи с этим особый интерес представляло изучение распределения углерода у арктических растений, рост которых происходит при низкой температуре.

Целью настоящей работы было исследование характера распределения меченых продуктов фотосинтеза по органам растений и его изменения во времени в условиях темнового метаболизма. Для этого с помощью $^{14}CO_2$ изучали распределение углерода, ассимилированного в процессе предшествующего фотосинтеза.

Материал и методы

Работу проводили на о. Врангеля в районе бухты Роджерса. О. Врангеля относится к подзоне арктических тундр, характеризуется суровым климатом с холодным летом — средняя температура самого теплого месяца июля 2.4 °С. Опыты ставили на протяжении июля и начала августа 1978 г. с растениями, которые в этот период находились в фазе цветения—плодоношения. Объектами исследования были *Alopecurus alpinus*, *Astragalus umbellatus*, *Artemisia arctica*, *Polemonium boreale*, *Saussurea tilesii*, *Valeriana capitata*. Для фотосинтетического введения меченой углекислоты участок естественного ценоза площадью около 15 дм^2 экспонировали в течение 2—3 ч в атмосфере $^{14}CO_2$ (удельная активность 0.5 мКюри/л CO_2) под прозрачным колпаком. В конце экспозиции брали первую пробу растений, выкапывая их с площади около 3 дм^2. Оставшиеся растения затемняли. Последующие пробы отбирали каждые 24 ч в течение 4—6 сут. Растения расчленяли по органам, фиксировали в парах кипящего спирта и высушивали. Затем определяли весовые соотношения органов. Подсчет радиоактивности препаратов проводили при помощи торцового счетчика СБТ-13. Эти данные позволили проследить динамику изменения радиоактивности разных органов растений.

Результаты исследования

Сразу после экспозиции в $^{14}CO_2$ метка была обнаружена не только в листьях, но и в стеблях, бутонах, цветках и корнях (см. таблицу). Наличие метки, помимо листьев, в других частях растения может свидетельствовать как о передвижении ассимилятов, происходящем еще во время экспозиции в $^{14}CO_2$, так и об ассимиляции CO_2 всеми надземными органами. На способность нелистовых частей арктических растений ассимилировать углерод указывали L. Tieszen и D. Johnson (1975).

Удельная радиоактивность различных органов арктических растений после 2—3 ч экспозиции в атмосфере с $^{14}CO_2$

Вид	Удельная радиоактивность, тыс. имп./мин · г			
	листья	бутоны и цветки	стебли	корни
Alopecurus alpinus	24.9	28.3	нет	0.9
Astragalus umbellatus	42.0	50.9	19.9	1.3
Artemisia arctica	12.3	3.6	4.3	1.0
Polemonium boreale	28.1	9.4	3.6	1.1
Saussurea tilesii	19.8	8.0	8.7	2.3
Valeriana capitata	25.2	12.0	10.7	0.6

Во время длительного пребывания растений в темноте изменяется удельная радиоактивность как отдельных органов, так и целого растения. В листьях, стеблях и целых растениях изменения удельной радиоактивности были сходными и носили двухфазный характер (рис. 1). Первая фаза, длительность которой варьировала у разных видов от 24 до 48 ч, характеризовалась быстрой потерей метки (рис. 2). В дальнейшем количество $^{14}CO_2$ продолжало убывать, но снижение шло значительно медленнее. Вторая фаза, таким образом, характеризовалась относительной стабилизацией содержания метки; для листьев

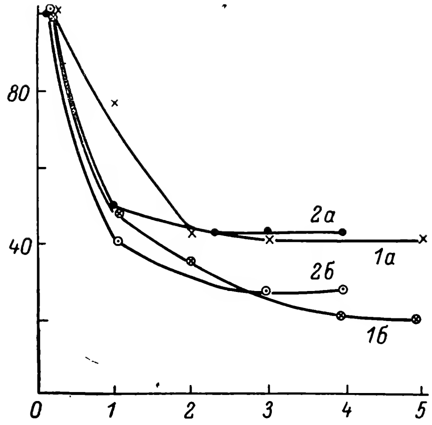


Рис. 1. Изменение радиоактивности целого растения и листьев *Polemonium boreale* (*1*) и *Valeriana capitata* (*2*).

На оси абсцисс: продолжительность пребывания в темноте, сутки; *на оси ординат*: радиоактивность, проценты. *а* — листья, *б* — целсе растение.

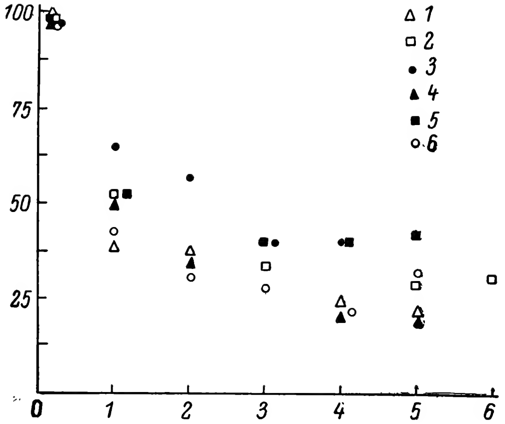


Рис. 2. Снижение удельной радиоактивности листьев после экспозиции растений в атмосфере с $^{14}CO_2$.

Обозначения осей, как на рис. 1. *1* — *Saussurea tilesii*, *2* — *Astragalus umbellatus*, *3* — *Alopecurus alpinus*, *4* — *Valeriana capitata*, *5* — *Artemisia arctica*, *6* — *Polemonium boreale*.

на уровне 20—40, стеблей — 30—50, для целого растения — 65—40%. За этот же период отчетливо видно увеличение содержания метки в корнях; ярче всего это выражено у *Alopecurus alpinus*, удельная радиоактивность корней которого к концу эксперимента увеличилась в 8 раз. Удельная радиоактивность генеративных органов растений изменяется по-разному. В начале цветения у *Polemonium boreale*, *Saussurea tilesii*, *Valeriana capitata* и в начале плодоношения у *Astragalus umbellatus* удельная радиоактивность в течение первых 2 суток пребывания в темноте (после подкормки) возрастала в 1.5—2.0 раза, а затем снижалась. В фазу цветения у *A. umbellatus* и начала плодоношения у *P. boreale* удельная радиоактивность генеративных органов, наоборот, снижалась в течение первых 2—3 сут эксперимента и лишь затем происходило ее увеличение. Накопление меченых ассимилятов в корнях и генеративных органах свидетельствует о том, что при затемнении растений их отток и перераспределение имеют место длительное время.

О скорости транспорта ассимилятов из фотосинтезирующих органов на свету мы не можем судить из-за длительности экспозиции в атмосфере $^{14}CO_2$. Такие данные по арктическим растениям имеются в работе Tieszen с соавторами (1974). Скорость убывания меченых ассимилятов из участка листа, который кратковременно (2 мин) экспонировали в атмосфере с $^{14}CO_2$, у трех видов травянистых растений на мысе Барроу достигала в первые часы 9.5% от общего количества ассимилированного углерода. Через 6—8 ч отток меченых ассимилятов сильно замедлился, и через 24 ч в «подкормленном» участке листа осталось 12—36% ^{14}C. В наших экспериментах к концу значительно более длительной экспозиции (3—5 сут) в листьях оставалось 30—50% активности. Кажущееся несовпадение наших и литературных данных, по-видимому, объясняется различной постановкой опытов. В то время как в наших экспериментах при длительных экспозициях в атмосфере с $^{14}CO_2$ мечеными оказывались уже такие соединения, как белки и сложные углеводы, в кратковременных опытах Tieszen основную метку имели более простые соединения — триозы.

Поскольку отток ассимилятов, наблюдаемый при длительном затемнении, по-видимому, зависит от энергии дыхания, можно было ожидать наличие корреляции между интенсивностью дыхания и темпом потери радиоактивности листьями. Однако такой корреляции нет. Интенсивно дышащие листья *Astragalus umbellatus* (230 мкл O_2/г сыр. в·ч) и слабо дышащие у *Valeriana capitata* (100 мкл O_2/г сыр. в·ч) к моменту выхода кривой изменения радиоактивности на плато потеряли одинаковую долю ассимилятов — 35—40%. По-видимому, потеря метки листьями определяется не только величиной дыхания самих листьев.

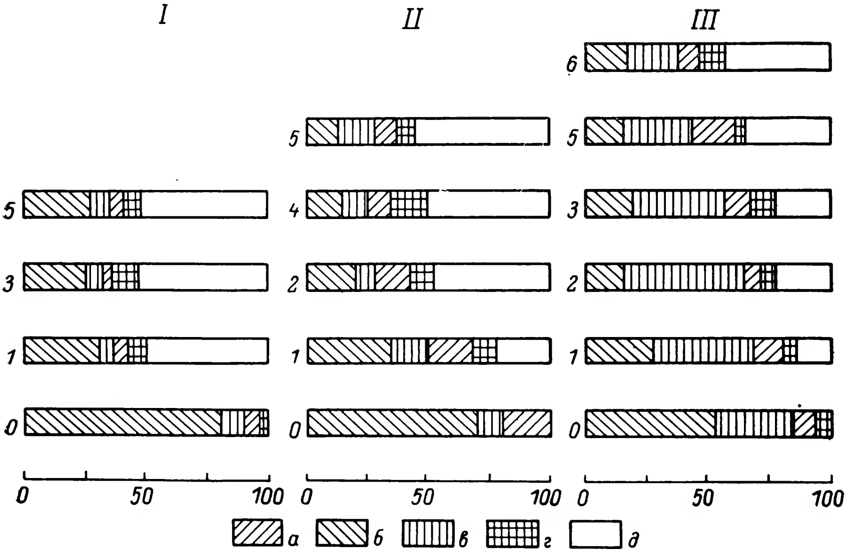


Рис. 3. Распределение ^{14}C по органам у трех видов арктических растений (*Polemonium boreale* — *I*, *Valeriana capitata* — *II*, *Astragalus umbellatus* — *III*) и затраты меченых ассимилятов на дыхание всего растения.

0, 1, 2, 3. . . — продолжительность пребывания в темноте, сутки. *На оси абсцисс*: распределение ^{14}C, % к исходному количеству. *а* — стебли, *б* — листья, *в* — генеративные органы, *г* — подземная часть, *д* — использовано на дыхание.

О том, как идет перераспределение ассимилятов по органам растения, находящегося длительное время в темноте, можно судить, сопоставив радиоактивность отдельных органов в динамике. На рис. 3 представлены диаграммы распределения общей радиоактивности по органам для трех видов растений с учетом их биомассы. Отмечены затраты на дыхание всего растения, которые изменяются во времени. В конце экспозиции растений на свету в атмосфере с $^{14}CO_2$ наблюдалось следующее распределение меченых ассимилятов по органам: бóльшая часть метки у всех растений сосредоточена в листьях — от 50 (*A. umbellatus*) до 80 (*P. boreale*) %; доля активности в корнях не превышает 2—5%, а оставшаяся часть метки сосредоточена в стеблях и генеративных органах. Хотя соотношения биомасс органов у изученных растений очень близки, можно отметить определенную индивидуальность в характере распределения метки по органам. Так, у *V. capitata* в стеблях содержится в 3 раза больше метки, чем у *P. boreale*, а *A. umbellatus* выделяется среди рассматриваемых видов большей долей метки, сосредоточенной в генеративных органах (27%). Различия содержания метки в одноименных органах растений разных видов, по-видимому, являются следствием как различной интенсивности фотосинтеза надземных органов, так и разной скорости оттока ассимилятов на свету в течение экспозиции. К концу эксперимента отмечали следующее распределение меченого углерода по органам: у двух видов (*A. umbellatus*, *V. capitata*) оставшаяся метка распределялась по органам довольно равномерно: в листьях — 27, в корнях — 20, в генеративных органах — 34, в стеблях — 20%. У *P. boreale* ассимилированный углерод распределился иначе: в листьях — 50, в генеративных органах и стеблях — по 15, в корнях — 20%. Известно, что ассимиляты транспортируются и накапливаются в местах с повышенной метаболической активностью. Достаточно большое накопление метки в генеративных органах *V. capitata* и *A. umbellatus* указывает на наличие активных синтетических процессов, которые, несмотря на пониженную способность растений Арктики к семенной репродукции, все же имеют место в этих органах у названных растений. В опытах Tieszen с сотрудниками (1974) количество меченых ассимилятов, накапливаемых в репродуктивных органах, было сравнительно низким (5%). Авторы отнесли этот феномен к особенностям арктических растений. Однако, как показали наши эксперименты, накопление ассимилятов в генеративных органах арктических растений может быть значительно большим, вполне сравнимым с величинами, известными для растений умеренной зоны (Mooney, Chy, 1974; Kuo et al., 1978).

На рис. 3 видно, что перераспределение ассимилятов не прекращается через 1 сут (т. е. к моменту перехода изменений удельной радиоактивности во вторую фазу), а происходит в течение всего срока эксперимента (3—5 сут).

Обсуждение

Двухфазные изменения удельной радиоактивности отдельных органов и целых растений были показаны в работе Заленского с сотрудниками (1955), где растения ячменя после ассимиляции меченого углерода оставались на свету. Авторы сделали вывод о том, что подобная динамика содержания радиоактивного углерода есть следствие нескольких одновременно идущих процессов: использования меченых ассимилятов на дыхание, включения меченого углерода в вещества, не являющиеся дыхательными субстратами, выведения меченых ассимилятов из сферы дыхательных превращений из-за увода их от дыхательных центров, например в вакуоль. В более поздних работах, выполненных на растениях, помещенных после ассимиляции меченого углерода на длительное время в темноту, был обнаружен такой же характер изменения удельной радиоактивности во времени (Дилов и др., 1962; Филиппова и др., 1964; Hofstra, Nelson, 1969, и др.). Вслед за Заленским авторы приходят к выводу, что изменение радиоактивности определяется несколькими одновременно идущими процессами. Первая (быстрая) фаза обусловлена главным образом расходом ассимилятов на дыхание, которое через 24—36 ч сильно уменьшается. Арктические растения, по нашим данным, не отличаются от растений умеренной зоны по характеру изменения удельной радиоактивности и, по-видимому, по характеру использования ассимилятов.

В последние годы вопрос об изменении радиоактивности растений, находящихся длительное время в темноте или на свету, стал активно разрабатываться G. Ryle с сотрудниками (Ryle et al., 1974; Gordon et al., 1979) в связи с поисками методики разделения дыхания растений на составляющие. Замедленное выделение $^{14}CO_2$ в период второй фазы Ryle связал с изъятием меченых ассимилятов из дыхательного пула вследствие встраивания их в структурные компоненты клетки. Нам кажется, что величина радиоактивности, оставшаяся к этому времени в растении, может служить сравнительным показателем, который Ryle назвал характеристикой эффективности превращения ассимилятов в структурную биомассу. По данным Ryle, эта величина у одностебельного ячменя составляет 54—43, у кукурузы — 65, у райграса — 60%. Возможно, что этот показатель изменяется в ходе вегетации растений. У арктических растений, изученных нами, величина эффективности превращения ассимилятов находится в пределах 40—60% в зависимости от вида. Судя по этим данным, между растениями арктической и умеренной зон нет различий по этому показателю. Однако для окончательного ответа на этот вопрос в дальнейшем необходимо провести более корректное сравнение по данному показателю растений разных зон с учетом фазы их развития.

ЛИТЕРАТУРА

Дилов Х. В., Филиппова Л. А., Штанько Т. П., Вознесенский В. Л., Семихатова О. А., Заленский О. В. (1962). Темновой метаболизм органических веществ ячменя в условиях различной температуры. Тр. Бот. инст., сер. 4, 15. — Заленский О. В. (1955). О распределении углерода среди органических веществ, образующихся при участии фотосинтеза. В кн.: Сессия АН СССР по мирному использованию атомной энергии 1—5 июля 1955 г. М., Изд. АН СССР. — Заленский О. В., Вознесенский В. Л., Пономарева М. М., Штанько Т. П. (1955). Влияние температуры на метаболизм углерода ($^{14}CO_2$), поглощенного в процессе фотосинтеза. Бот. ж., 40, 3. — Любименко В. Н. (1963). Избранные труды. М., Наука. — Мокроносов А. Т. (1978). Эндогенная регуляция фотосинтеза в целом растении. Физиол. раст., 25, 5. — Назаров С. К. (1978). Фотосинтез и новообразование листового аппарата у растений Арктики. Экология, 6. — Ничипорович А. А. (1972). Фотосинтетическая деятельность растений и пути повышения их продуктивности. М., Наука. — Филиппова Л. А., Вознесенский В. Л., Богаткина В. Ф. (1964). Об использовании в дыхании продуктов фотосинтеза. Физиол. раст., 11, 1. — Allessio M. L., Tieszen L. L. (1973). Patterns of translocation of $^{14}CO_2$ photoassimilate in studies with *Dupontia fischeri* R. Br., Barrow, Alaska. In: Primary production and production processes tundra biom. Edmonton, Alberta. — Evans L. T. (1975). Beyond photosynthesis — the role of respiration, translocation and growth potential in determining productivity. In: Photosynthesis and productivity in different environments. Ed. J. P. Cooper. Cambridge etc. — Gordon A. J., Ryle G. J. A., Powell C. E. (1979). The strategy of carbon utilization in uniculm barley. J. Exp. Bot., 30, 116. — Hofstra G., Nelson C. D. (1969). A comparation study of translocation of assimilated ^{14}C from leaves of different species. Planta, 88, 2. — Johansson L. G. (1974). The distribution and fate of ^{14}C photoassimilated by plants on a subarctic mire at Stordalen. In: IBP-Swidish Tundra Biom Project Tech. Rep., 16. — Johnson D. A., Tieszen L. L. (1976). Aboveground biomass allocation, leaf growth, and photosynthesis patterns in tundra plant form in arctic Alaska. Oecologia, 24, 2. — Kuo C. G., Jung M. C. H., Tsou S. C. S. (1978). Translocation of ^{14}C-photosynthate in mung bean during the reproductive period. Hort. Sci., 13, 5. — Mooney H. A., Chu C. (1974). Seasonal carbon allocation in *Heteromeles arbutifolia*, a California evergreen shrub. Oecologia, 14, 4. — Ryle G. J. A., Gobby J. M., Powell C. E. (1974). The utilization of recently assimilated carbon in graminaceous plants. Ann. Appl. Biol., 77, 1. — Tieszen L. L., Johnson D. A. (1975). Seasonal pattern of photosynthesis in individual grass leaves and other plant parts in arctic Alaska with portable $^{14}CO_2$ system. Bot. Gaz., 136, 1. — Tieszen L. L., Johnson D. A., Allessio M. L. (1974). Translocation of photosynthetically assimilated carbon-14 in three arctic grasses in situ at Barrow, Alaska. Canad. J. Bot., 52, 10.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 24 XII 1980.

УДК 582.457.2 (477) (234.421.1)

Л. И. Милкина

ОБ ЭКОЛОГИИ И РАСПРОСТРАНЕНИИ ПИХТОВЫХ ЛЕСОВ В УКРАИНСКИХ КАРПАТАХ В СВЯЗИ С ЗАДАЧЕЙ ИХ КАРТИРОВАНИЯ И ВОССТАНОВЛЕНИЯ

L. I. MILKINA. ON ECOLOGY AND DISTRIBUTION OF THE FIR TREE FORESTS IN THE UKRAINIAN KARPATHIANS IN CONNECTION WITH THE PROBLEM OF THEIR MAPPING AND RESTORING

Естественные пихтовые леса вместе с буковыми и литогенными еловыми ценозами распространены в умеренно прохладной и частично в умеренно холодной климатических зонах Карпат на высоте 500—1100 (1150) м над ур. м. Ведущими характеристиками местообитаний пихтовых лесов, которые позволяют отличать их от мест произрастания коренных лесных ценозов других типов, являются либо заметное преобладание глинистых сланцев, либо значительное участие калийсодержащих минералов и реликтового органического вещества в почвообразующих породах. Руководствуясь этими данными, можно использовать крупномасштабные литолого-стратиграфические карты как основу для реконструктивного геоботанического картирования и восстановления уничтоженных пихтовых массивов.

Природные пихтовые леса (Abieta albae) с запасами древесины до 1100—1300 м^3 на 1 га (Молоткова, 1968) являются наиболее продуктивными в Украинских Карпатах. Горные пихтарники ветроустойчивы (Третяк, 1958) и слабо поражаются вредителями и болезнями, что еще больше повышает их хозяйственную ценность. По нашим предварительным подсчетам, естественные пихтовые ценозы занимали в коренном лесном покрове Карпат более 15% площади. К настоящему времени они сохранились менее чем на 2% своей прежней площади, уступив место искусственно созданным (антропогенным) ельникам.

Массовое создание в Украинских Карпатах быстрорастущих, но биологически неустойчивых еловых монокультур на месте коренных лесов других типов привело, как и в других регионах Европы (Gerhard, 1925; Leibundgut, 1951; Peřina et al., 1968), к учащению и возрастанию разрушительной силы ветровалов, снеголомов, к периодическому размножению короедов и эпифитотиям, которые приносят народному хозяйству значительный экономический ущерб. В этой связи одной из актуальных научно-технических проблем в Карпатах стало восстановление лесного покрова, который на основной части территории по составу и структуре был бы аналогичен коренному. Изучение экологии и особенностей размещения естественных пихтарников входит, таким образом, в число тех вопросов, которые служат основой правильного восстановления, повышения устойчивости и продуктивности горных лесов и по этой причине находятся в настоящее время в центре внимания многих фитоценологов Центральной Европы (Chodzicki, 1956; Bezačinski, 1959; Alexandrowicz, 1962; Szczuka, 1971, и др.).

Аутэкология пихты белой *Abies alba* Mill. изучена достаточно полно (Suchecki, 1935; Каппер, 1954, и др.), но синэкологические особенности растительных сообществ с ее господством во многом еще не ясны, что затрудняет реконструктивное геоботаническое картирование и правильное лесовосстановление. До настоящего времени, если не считать работы И. Ф. Федца (1964), выполненной в западном секторе северо-восточного макросклона Украинских Карпат, специальные исследования экологии и связанных с ней особенностей размещения коренных пихтовых лесов не проводились. Приводимые многими авторами (Герушинский, 1957; Молоткова, 1961; Остапенко, 1961а, б; Горохова. Солодкова, 1970; Пастернак, 1976) морфологические, топографические и почвенные характеристики местообитаний пихтовых лесов обнаруживают такое сходство с характеристиками буковых и многих смешанных еловых ценозов, что дифференцировать их на местности по этим признакам не представляется возможным. С одной стороны, это еще раз подтверждает вывод S. Myczkowski (1958) о том, что пихтарники являются самым трудным объектом в изучении экологии лесных сообществ Карпат, а с другой — заставляет продолжать поиск диагностических признаков мест прежнего произрастания уничтоженных пихтовых массивов.

Поскольку существует тесная взаимосвязь между фитоценозами и почвами, на которых они сформированы, мы прежде всего попытались установить экологические особенности и специфику размещения пихтовых лесов на основе существующих крупномасштабных почвенных карт. Эти карты созданы по традиционной методике агропроизводственных съемок, которая рекомендуется и при лесоустройстве (Чертов и др., 1978). Классификация почв, положенная в основу легенды к картам, осуществлена по устанавливаемым в полевых условиях морфологическим признакам — цвету и мощности почвенного профиля, механическому составу, степени скелетности, оглеенности и т. п. с подразделением подстилающих геологических субстратов по генезису (флиш, кристаллические и изверженные породы) и соотношению в составе флиша песчаников и глинистых сланцев. В отдельных случаях выделены почвы на карбонатных и сильно известковистых отложениях. Химические анализы произведены выборочно и, как правило, лишь для верхних почвенных горизонтов.

Изучение показало, что в Украинских Карпатах пихта в роли эдификатора ценозов отмечается на оглеенных и неоглеенных, легкоглинистых и суглинистых нескелетных, слабо- и среднескелетных бурых и темно-бурых горно-лесных почвах различной мощности, т. е. на таких почвенных разновидностях, которые характерны также для буковых и смешанных еловых лесов. Тем самым еще раз подтвердился вывод тех исследователей, которые предприняли сопряженный анализ почв и растительности в соседних, аналогичных по природным условиям регионах Карпатской горной системы специально с лесовосстановительными целями (Chodzicki, 1956; Adamczyk, Zarzycki, 1963a, b; Uziak, 1963; Baran, 1968, 1977) и пришли к заключению, что агропроизводственные почвенные съемки и классификации почвенных разновидностей по морфологическим особенностям разрезов и физическим характеристикам верхних горизонтов не являются здесь надежной основой для раскрытия эколого-диагностических признаков местообитаний лесных сообществ многих типов, в том числе и пихтовых.

В то же время обнаружилось, что особенности экологии пихтовых лесов могут быть раскрыты на основе данных о химических особенностях почв. Так, в бассейнах рек Серета и Сучавы, где была возможность сравнить несколько разрезов, заложенных в коренных лесах, по полному профилю, выявилось, что буроземы в пихтарниках отличаются от почв в буковых сообществах более высоким содержанием гумуса (4—5% против 3—4 в верхнем гумусовом горизонте) и обычно кислой и сильнокислой реакцией почвенного раствора: pH солевой вытяжки в гумусовом горизонте составляет здесь 3.10—3.83, тогда как в буковых ценозах этот показатель равен 4.7—6.0.

К сожалению, эти данные не могут быть использованы для установления местонахождений коренных пихтовых древостоев, поскольку вторичные ельники, возникшие на месте буковых и пихтовых лесов, трансформируют и нивелируют в первую очередь показатели химизма именно верхних почвенных горизонтов (Bublinec, 1978). Гораздо более ценным экологическим признаком прошлых местообитаний коренных пихтарников является химизм глубинных почвенных горизонтов. Так, их актуальная кислотность в пихтовых ценозах, как правило, возрастает с глубиной, тогда как под буковыми древостоями реакция почвенного раствора в нижних горизонтах становится нейтральной или даже слабощелочной. Степень насыщенности почвенного поглощающего комплекса основаниями в гумусовом горизонте местообитаний пихтовых лесов не превышает обычно 25—35%, в то время как в буроземах в буковых лесах она составляет 70—80. Характерно, что в первом случае этот показатель с глубиной уменьшается, во втором — возрастает до 90%, а местами достигает предела. Различия наблюдаются и в распределении кальция по почвенному профилю. В обоих случаях его содержание в первом переходном горизонте несколько снижается по сравнению с вышележащим гумусовым, что свидетельствует о частичной биогенной аккумуляции этого элемента в приповерхностном почвенном слое, но затем оно возрастает или остается на близком уровне в буковых ценозах и продолжает уменьшаться в пихтовых. Вскипание от соляной кислоты, которое наблюдается в почвообразующих породах в буковых лесах, в естественных пихтарниках не отмечается. По обеспеченности азотом видимой разницы в почвах не обнаружено; по обеспеченности калием, как и фосфором, в лучшем положении находятся пихтовые леса.

Несмотря на то что особенности химизма глубинных почвенных горизонтов сохраняются во вторичных лесах в течение нескольких столетий (Buchwald, 1951; Lohmeyer, 1951), они тоже не могут быть положены в основу массовой производственной индикации местообитаний пихтовых лесов из-за значительной трудоемкости и чрезвычайно высокой стоимости соответствующих полевых и лабораторных работ. И задача состоит в том, чтобы, оставляя за почвенно-экологической индикацией роль контроля на небольших участках, отыскать иные, менее трудоемкие способы распознавания местообитаний пихтовых лесов, которые давали бы достоверные результаты для реконструктивного геоботанического картирования уже при маршрутных исследованиях.

Попытки воспользоваться для соответствующей диагностики методом остаточных фитоиндикаторов, который давал положительные результаты при установлении коренной растительности в других регионах (Горбачев, 1966), оказались в Карпатах безуспешными. Поскольку естественные пихтарники, как это видно из данных З. Ю. Герушинского (1957) и Б. Ф. Остапенко (1961б), во флористическом отношении сходны со смешанными еловыми и буковыми лесами с участием пихты и их местообитания по экологической классификации Алексеева-Погребняка относятся к одинаковым с ними эдатопам C_3 и D_3, отличить пихтовые участки по особенностям покрова вторичных ельников или по характеру послелесных лугов не представляется возможным. Те же немногочисленные редкие виды, которые встречаются лишь в буковых (*Phyllitis scolopendrium* (L.) Newm., *Allium ursinum* L., *Epipogium aphyllum* (F. W. Schmidt) Sw.) или лишь в еловых (*Blechnum spicant* (L.) Roth, *Listera cordata* R. Br.) лесах Карпат и могли бы в какой-то мере служить остаточными фитоиндикаторами для установления местообитаний пихтовых лесов методом исключения, после сплошной рубки естественных лесов и механизированной разработки лесосек исчезают и в культурах ели уже не встречаются. Поэтому определение мест прошлого произрастания естественных пихтовых лесов должно базироваться на широких сравнительно-экологических исследованиях природных лесных ценозов всех типов.

Работы такого рода мы проводили с 1965 по 1982 г. Исследованиями были охвачены практически все массивы не подвергавшихся сплошным рубкам лесов, возраст которых превышал 100 лет. Использовались также материалы, полученные в результате первых отечественных работ по лесоустройству, которые отражают состояние лесного покрова, более близкое к естественному, нежели это наблюдается сейчас. Основная часть исследований выполнена на северо-восточном макросклоне, где природные пихтарники занимали наибольшие площади. Изучены также пихтовые леса Мармарошского кристаллического массива и восточного сектора юго-восточного макросклона Карпат до водораздела между реками Тересвой и Тереблей.

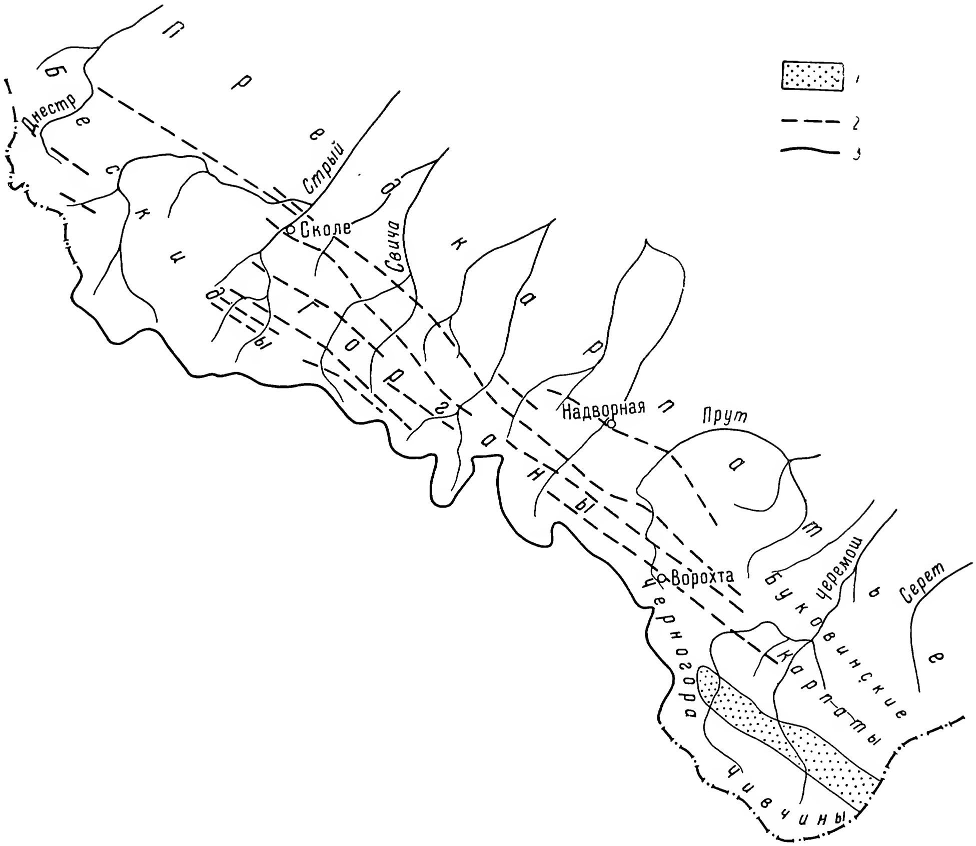
Установлено, что пихтовые леса распространены в довольно широком климатическом диапазоне. Они встречаются в умеренной (Андріанов, 1968) климатической зоне Предкарпатья, где годовая сумма активных температур составляет 1800—2400°, а сумма осадков — 700 мм. Основная часть пихтовых массивов сосредоточена в прохладной климатической зоне Карпат с суммой активных температур 1400—1800° и количеством осадков 800—1000 мм. Пихтарники заходят и в глубинные горные районы, в умеренно холодную климатическую зону с годовой суммой активных температур 1000—1400° и количеством осадков 1000—1200 мм.

Столь значительное разнообразие топографических позиций в макрорельефе и существенная амплитуда климатических условий, в которых пихта выступает как эдификатор ценозов, свидетельствуют a priori (и это подтверждено полевыми исследованиями Celiński, Wojterski, 1978) о том, что в основной части ареала пихтовых лесов Карпат экспозиция мезосклонов будучи менее сильным косвенно действующим экологическим фактором, нежели положение участков в макрорельефе, не может являться специфическим диагностическим признаком местообитаний пихтовых лесов.

Нами установлено (Милкина, 1972, 1973, 1980; Мілкіна, 1980), что как в Бескидах (Федец, 1959), так и на всей исследованной территории, кроме Мармарошского кристаллического массива, пихтарники образуют в пределах 500—1100 (1150) м над ур. м. многочисленные (4—7 и больше) разновысотные, направленные согласно общекарпатскому простиранию, параллельные и отстоящие друг от друга на 0.5—3.0 км полосы различной ширины (50—150—500 м) и протяженности (см. рисунок). Эти полосы разрываются на отдельные отрезки долинами и высокими водоразделами поперечных рек. В направлении с северо-востока на юго-запад, т. е. вкрест карпатскому простиранию, пихтовые леса ритмично чередуются с лесными ценозами других формаций. В Мармарошском массиве наблюдается диффузное, очаговое распространение пихтарников.

На северо-восточном макросклоне Карпат значительная часть пихтовых массивов обнаруживает приуроченность к характерным для Скибовой тектонической зоны сланцам менилитовой свиты («Геологическая карта Украинских Карпат. . .», 1977). Этот факт согласуется с данными С. В. Шевченко (1957) и результатами исследований И. Ф. Федца (1959, 1964), а также с известными данными (Ососков, 1909, 1912; Тюлина, 1928; Лукичева, 1972, и др.) о влиянии литологических факторов на распределение лесных ценозов в других регионах, которое объясняется, во-первых, зависимостью физических и химических свойств почв от геологических субстратов (Иванова, 1949; Докучаев, 1954; Зонн, 1960, и др.) и, во-вторых, способностью древесных растений использовать элементы зольного питания не только из почвы, но и непосредственно из грунта (Klausing, 1956; Ремезов, Погребняк, 1965).

Экологические особенности пихты белой позволяют с достаточной достоверностью судить о причинах связи образуемых ею ценозов с менилитовыми сланцами и подобными им геологическими субстратами. Менилитовая свита представлена безызвестковистыми и очень слабо известковистыми аргиллитами (Вялов, 1966), которые содержат до 30% реликтового органического вещества (Порфір''єв и др., 1951) и глауконит (Доленко, Витрик, 1959). Среди сланцев встречаются маломощные прослойки алевролитов и песчаников. В зонах залегания свиты распространены мощные и среднемощные слабоскелетные средне- и тяжелосуглинистые буроземы, которые являются одними из наиболее



Основные массивы коренных пихтовых лесов на северо-восточном макросклоне Украинских Карпат.

1 — пихтовые леса на флише шипотской и яловецкой свит, *2* — полосы пихтовых лесов на флише менилитовой свиты, *3* — главный карпатский водораздел.

плодородных в Карпатах. О последнем свидетельствует положительный опыт использования менилитовых сланцев в качестве удобрения (Порфір’’єв и др., 1951; Хржановский, 1952; Власюк, Хоменко, 1953, и др.). Пихта белая как эвтрофный вид, предъявляющий к тому же высокие требования к содержанию в почве калия (Suchecki, 1935; Каппер, 1954; Houba, 1962; Baran, 1977; Fajmonová, 1978), находит для себя здесь оптимальные эдафические условия. Ее господству способствует, вероятно, также и то, что при выветривании первичных минералов в ходе почвообразования на глинистых сланцах содержание калия возрастает (Докучаев, 1954). В том же направлении сказывается и высокая обеспеченность материнских пород глауконитом (Ткаченко, 1955). Высокое плодородие почв на менилитовых сланцах объясняется, по-видимому, еще и тем, что глинистые отложения по сравнению с другими осадочными породами лучше обеспечены необходимыми для растений микроэлементами — цинком, медью, кобальтом (Веригина, 1964). Вполне вероятно также, что битуминозные менилитовые сланцы подобно аналогичным породам Азербайджана (Гусейнов и др., 1956, цит. по: Викторов и др., 1962) содержат физиологически активные ростовые вещества.

Тяготение значительного числа пихтовых лесов в Украинских Карпатах к почвам на глинистых геологических субстратах обнаруживается и в том, что их очаги не ограничиваются лишь зонами менилитовых сланцев, а отмечаются и на других аргиллитовых комплексах, в частности на флише быстрицкой и манявской свит. Иногда, как это наблюдается в бассейне Прута, фрагменты пихтовых лесов появляются на контакте отложений стрыйской и ямненской свит, которые здесь разделяются отсутствующим в других местах довольно мощным (55 м) горизонтом аргиллитов (Кульчицкий, Хлопонин, 1957).

Поскольку сведения о местонахождениях ныне почти полностью уничтоженных естественных пихтовых лесов представляют практический интерес, а по мелкомасштабной картосхеме (см. рисунок) определить их очень трудно, приводим установленные по экологическим характеристикам местообитаний (топографии и характеру почвообразующих геологических субстратов) координаты наиболее крупных массивов, которые были сосредоточены на северо-восточном макросклоне Карпат.

Значительная часть коренных пихтарников была распространена к северо-востоку от линии, соединяющей устье потока Даров (бассейн р. Ломницы) с устьем потока Ильца (бассейн р. Черемош). Одна из самых широких полос в левобережной части бассейна р. Опор находилась в верховьях р. Великая Бутивля, откуда она переходила на правый берег Опора — в бассейны рек Рожанки и Либохоры, а оттуда — в бассейн р. Свичи. Следующая, более северная полоса пихтарников шла через нижнее течение Бутивли.

В бассейне р. Свичи наиболее обширный массив пихтовых лесов проходил через отроги горы Прислуп (1015 м) и склоны горы Соколов (937 м) на водоразделе между бассейнами Свичи и Чечвы.

В бассейне Ломницы наиболее широкая, ныне уже не существующая полоса произрастания коренных пихтовых лесов проходила по обе стороны долины р. Мшаны в той ее части, где эта река течет с северо-запада на юго-восток, а затем шла через устье потока Яла. Ближе к краю Карпат протягивалась уже упоминавшаяся полоса пихтарников от г. Сколе.

В бассейне Быстрицы Солотвинской полосы пихтовых лесов очень сужались. Довольно крупные их массивы находились в верховьях этой реки, где она течет согласно карпатскому простиранию, а также в бассейне потока Рипна и северо-восточнее с. Пороги.

Самая широкая полоса пихтарников в бассейне Быстрицы Надворнянской располагалась на левобережье потока Максимец, куда она перекидывалась, будучи разорвана полосой климатически обусловленных ельников из верховья Быстрицы Солотвинской. Вторая полоса тянулась северо-восточнее — через средние части притоков потока Хрипелив.

Наиболее крупные, сохранявшиеся еще 15—20 лет тому назад массивы с преобладанием пихты в бассейне р. Прут шли через правобережье потока Женец, продолжаясь из бассейна Максимца. Следующая полоса пихтарников прослеживалась в среднем течении потока Чепелив и других правых притоков р. Жонки. Отсюда она переходила на правобережную часть Прута, где отмечалась в средних течениях левых притоков реки Поляницы, а затем очень быстро выклинивалась. Третью обширную полосу можно было проследить в среднем течении потока Любижня. Сейчас от всех этих лесов сохранились лишь небольшие фрагменты в правобережной водоохранной зоне Прута. Их ритмичное появление можно наблюдать с шоссе между городами Рахов и Надворная севернее устья потока Пиги, затем южнее пос. Микуличин и далее — на северной окраине пос. Делятин.

Такое же многократное прохождение полос пихтарников наблюдалось и дальше на восток — в бассейнах рек Черемош, Серет и Сучава.

Приуроченность пихтовых лесов к аргиллитовым отложениям обнаруживается и за пределами исследованной нами территории, что подтверждается, в частности, совпадением локалитетов сохранявшихся до недавних пор старых пихтарников, показанных на карте восстановленной растительности Карпат (Голубець, Малиновський, 1968), с зонами мягкого флиша в бассейне р. Уж (Даниш, 1973). Эта приуроченность объясняет, с одной стороны, отсутствие крупных пихтовых массивов в верховьях р. Стрый и в центральном секторе юго-западного макросклона Карпат, которые сложены преимущественно песчанистым известковистым флишем, а с другой — их широкое распространение в краевой части восточного сектора северо-восточного макросклона, равно как и появление нескольких полос пихтовых лесов в восточном секторе юго-западного макросклона, из которых наиболее значительная начиналась от верховья потока Балцатул и переходила в бассейн р. Богдан, поднимаясь между потоками Гробовым и Шешульцом выше 1100 м над ур. м.

Связь пихтовых лесов с обогащенными калием геологическими субстратами подтверждается почвенными анализами в зоне флиша (Федец, 1959, 1963; Пастернак, 1967) и особенностями структуры растительного покрова Мармарошского массива, где пихтовые ценозы сопровождают очаги залегания амфиболитов, хлоритовых, хлорит-биотитовых, эпидот-хлорит-амфиболитовых и других кристаллических сланцев, но отсутствуют на кварцитах и известняках, уступая место при сходных топографических характеристиках участков в первом случае лесам еловым, а во втором — буковым. В соответствии с геологическим строением района (Бойко, 1970) пихтовые сообщества до недавнего времени господствовали здесь в бассейне р. Берлебаш, широко встречались в верховьях Белого Потока и на правобережье Тисы.

Особенности литологической и геохимической приуроченности естественных пихтовых лесов позволяют судить об их месте в коренном растительном покрове тех районов Скибовой зоны, где этот покров существенно трансформирован. Так, судя по тому, что в Днестровских Бескидах (западнее реки Стрый) территориально господствуют сильно известковистые разности флиша — стрыйская (иноцерамовая) и другие свиты, к которым в соседних с востока Горганах (Милкина, 1972, 1973, 1980) и в прилегающих с запада Польских Карпатах (Chodzicki, 1956) приурочены буковые леса, естественные пихтарники вряд ли занимали такую большую площадь, как это показано на карте восстановленной растительности (Голубець, Малиновський, 1968). Тем более сомнительно, что пихта вообще была в этом районе главной лесообразующей породой, как это утверждает Федец (1963). Гораздо правильнее отнесение этой территории к району коренных пихтово-буковых (Голубец и др., 1965), а не буково-пихтовых (Федец, 1963) лесов.

В современном растительном покрове Бескид пихтовые леса широко распространены, но значительная часть их — антропогенного происхождения. Об этом свидетельствуют не только эдафические факторы, но и то предпочтение, которое отдавали пихте местные жители по сравнению с елью и буком (Федец, 1964), а также молодость многих пихтовых массивов (70—90 лет) и концентрация их в наиболее доступных для искусственного лесовосстановления низкогорных местностях — вокруг населенных пунктов и вдоль речных долин, где пихтарники часто занимают не свойственные им в коренном растительном покрове полосы флиша стрыйской свиты. Вторичный характер значительной части бескидских пихтарников в какой-то мере подтверждается сильной в отличие от естественных пихтовых лесов Горган и Черногоры зараженностью их корневой губкой (Трибун, 1975) и другими грибными заболеваниями и связанной с этим ветровальностью древостоев, характерной в Карпатах для искусственно созданных хвойных лесов на чуждых им местообитаниях.

Крупным районом распространения естественных пихтовых лесов в Украинских Карпатах была территория, соответствующая Черногорской тектонической зоне. Здесь, в средней части бассейнов рек Прута и Черемоша, на полосе, ширина которой колеблется от 10 до 35, а длина превышает 50 км, находятся весьма благоприятные в экологическом отношении для пихтовых лесов отложения шипотской и яловецкой свит. Шипотская свита представлена перемежающимися глинистыми сланцами, алевролитами и очень плотными кварцитовидными песчаниками. Ее характерной особенностью являются очень высокое содержание калия в илистой фракции аргиллитов (Габинет и др., 1976) и значительная (до 15%) насыщенность песчаников и алевролитов глауконитом (Бызова и др., 1966). Яловецкая свита сходна в почвообразующем отношении с манявской: это преимущественно безызвестковистые или очень слабо известковистые аргиллиты (Славин, 1966). В современном растительном покрове умеренной и прохладной климатических зон на этих отложениях господствуют ельники. Возраст этих лесов не превышает 60—90 лет, что свидетельствует о вторичном происхождении их на месте вырубок. В то же время в наименее измененных ценозах в возрасте 120—160 лет и более преобладает пихта. Наиболее крупные (100—300 га) в этой полосе участки пихтарников сохранялись еще и в послевоенное время в бассейнах Скорушного, Людовца, Путылы и других притоков

Черемоша. В работах исследователей прошлого столетия (Lomnicki, 1868; Wajgl, 1880), которые описывали еще слабо трансформированный человеком лесной покров Карпат, содержатся сведения о господстве в той части бассейна Черемоша, где распространены шипотские и яловецкие отложения, именно пихтовых лесов, что можно считать прямым доказательством связи между этими подстилающими породами и свойственной им коренной растительностью.

Судя по климату и геологическому строению местности, а также по сохранявшимся до недавнего времени очагам коренных пихтарников, в Черногорской тектонической зоне они были распространены здесь до линии, соединяющей поселки Селятин и Яблоница, и проникали в глубь гор до бассейна потока Погорилец на нынешней территории Карпатского государственного природного парка. Учитывая рельеф местности, пихтовые леса занимали продольными полосами подножья и средние части склонов невысоких гор и разделяющих их массивных хребтов с вершинами Марышевская, Скорушный и др. Находящиеся в холодной климатической зоне вершины этих гор и гребни хребтов были заняты, как и сейчас, коренными еловыми лесами, но в целом пихта господствовала здесь примерно на 50% площади.

В умеренной и прохладной климатических зонах юго-западного макросклона Карпат старые леса среди культур ели на шипотской и яловецкой свитах тоже были пихтовыми. 20 лет тому назад они еще отмечались в левобережной части бассейна потока Томнатек — выше устья потока Гутин, потом прослеживались в бассейне потока Белого (приток р. Говерлы), затем — в левобережной части бассейна Белой Тисы выше устья потока Кевелив и, наконец, — в средней части бассейна потока Свидовец.

Топография естественных пихтарников как признак, существенный при лесовосстановительных работах, определяется особенностями прохождения соответствующих им по химизму геологических субстратов и характером водноэрозионного расчленения последних. В широких полосах глинистых сланцев, где сформировались продольные речные долины (потоки Мшана, Пиги, Поляница, Женец, Любижня, Бисков, Садив, Чемернар, Фальков и др.), пихтовые леса приурочены преимущественно к северо-восточным и юго-западным мезосклонам. В долинах поперечных рек (Великая Бутивля, Дземброня и др.) они сосредоточены на северо-западных и юго-восточных склонах. Связь естественных пихтовых лесов с определенной крутизной участков мы, как и ряд других авторов (Федець, 1957; Молоткова, 1961), не обнаружили. На сланцевых отложениях с их мягким, слаборасчлененным рельефом пихтарники занимают склоны крутизной 15—25°, на более плотных и слабовыветривающихся шипотских толщах и других разностях флиша со значительным участием песчаников, где углы наклона возрастают в среднем на 10—12°, они распространены как на склоновых выположенных ступенях, так и на участках крутизной 40° и больше. С ростом крутизны, как показал Федец (Федець, 1963), снижается бонитет древостоя, но такой важный для лесовосстановительных работ признак, как ботанический состав древесного яруса, практически не меняется.

Занимая, как и в других регионах (Oberdorfer, 1939; Chodzicki, 1956; Стоянов, 1959; Alexandrowicz, 1962; Zarzycki, 1963), одинаковые абсолютные высоты с буковыми лесами, пихтарники в различных районах Карпат отличаются разным территориальным соотношением с буковыми ценозами, что определяет характерную для этих районов структуру коренного растительного покрова. В Горганах и Бескидах пихтовые леса распространены преимущественно в нижних частях склонов, уступая буковым ценозам средние и верхние части хребтов и обусловливая тем самым сходство мезоструктуры растительного покрова с той, что имеет место в горах Бучеджи (Sokołowski, 1972), в Польских Карпатах (Szczuka, 1971; Baran, 1977) и в горных районах Чехословакии («Леса в Чехословакии», 1960). Поскольку годовая сумма осадков в зоне распространения карпатских пихтарников составляет 800—1100 мм и увеличивается именно с ростом высоты, такую особенность приуроченности пихтовых сообществ вряд ли можно объяснить, как это делает Федец (1964), повышенной требовательностью пихты к влажности воздуха. Она связана здесь с характером прохождения соответствующих геологических субстратов. В пользу этого свидетельствует не только совпадение геоботанических и геологических границ, но и топография пихтарников на шипотских отложениях в бассейне Черемоша. Как уже указывалось, здесь эти леса поднимаются местами до 1050—1100 (1150 м) над ур. м., т. е. на 100—150 м выше, чем во многих аналогичных по климату местностях Горган и Бескид, и растут не только на нижних, но и на средних и верхних, хорошо продуваемых и инсолируемых частях склонов, оставляя спорадически встречающимся на высоте 850—1000 м буковым ценозам лишь незначительные площади приповерхностного залегания известняков. В то же время нижние гипсометрические уровни в этом районе заняты иногда не пихтовыми, а коренными еловыми лесами на песчаниках черногорской и топильчанской свит (урочища Крента, Пробийна и др.) или на песчаниковой морене (долины Мрии, Черного и других правых притоков реки Быстрец). Аналогичная картина типична и для Горган, где кварцевые песчаники ямненской и выгодской свит обусловливают появление в бассейнах Ломницы, Прута, Опора и других рек еловых массивов в нижних частях склонов, а пихтовые и буковые леса в таких случаях поднимаются на расположенные выше участки.

В заключение подчеркнем следующее. Рассматривая естественные пихтовые леса Карпат с точки зрения экологических факторов их формирования и распространения, мы не можем утверждать, как это делают некоторые авторы (Celiński, Wojterski, 1978), что сообщества формации Abieta albae занимают экологически промежуточное положение между буковыми и еловыми лесами или, как пишет H. Mayer (1970), между союзом Fagion в узком значении этого слова и союзом Vaccinio-Piceion. На всей исследованной нами территории, произрастая в совершенно одинаковых климатических условиях с буковыми лесами, приуроченными к карбонатным и сильноизвестковистым геологическим субстратам, и с коренными литогенными еловыми и пихтово-еловыми ценозами, тяготеющими к безызвестковистым кварцевым песчаникам, коренные пихтарники выступают как целиком обособленные в почвенно-литологическом отношении, как эдафически замещающие те и другие.

Отметим также, что экология растительных сообществ определенных типов может считаться изученной в том случае, когда установлены специфические характеристики их местообитаний, которые позволяют однозначно судить о возможности (или невозможности) произрастания этих ценозов на каждом из конкретных участков. В умеренно прохладной и частично в умеренно холодной климатических зонах Украинских Карпат такими ведущими характеристиками пихтовых местообитаний являются либо преобладание глинистых сланцев в составе флиша, либо значительное участие калийсодержащих минералов и реликтового органического вещества в почвообразующих породах. Особенностями прохождения таких геологических субстратов определяется положение пихтовых массивов в структуре коренного растительного покрова. Исключение составляют незначительные по площади геохимически подчиненные местоположения, т. е. вогнутые и плоские участки нижних частей и подножий склонов, где в результате некоторой аккумуляции вод внутрипочвенного стока складывается неблагоприятный для пихты режим избыточного увлажнения и роль эдификатора ценозов переходит к ели.

Руководствуясь этими данными, можно использовать материалы крупномасштабных литолого-стратиграфических съемок как основу для реконструктивного картирования и восстановления уничтоженных пихтовых массивов. Учитывая же экологию пихты и образуемых ею ценозов, для установления границ пихтовых местообитаний на основе почвенных съемок как в зоне осадочных, так и в зоне кристаллических и изверженных пород необходимо выделять в отдельную группу почвы на геологических субстратах, особо обогащенных калием.

ЛИТЕРАТУРА

Андріанов М. С. (1968). Клімат. В кн.: Природа Українських Карпат. Львів, Вид. Львів. держ. унів. — Бойко А. К. (1970). Доверхнепалеозойский комплекс северозападного окончания Мармарошского массива (Восточные Карпаты). Львов, Изд. Львов. гос. унив. — Бызова С. Л., Маслакова Н. И., Горбачик Т. Н. (1966). Новые данные о строении и возрасте шипотской свиты юго-восточной части Советских Карпат. В кн.: Очерки по геологии Советских Карпат, 1. М., Изд. МГУ. — Веригина К. В. (1964). Роль микроэлементов (Zn, Cu, Co, Mo) в жизни растений и их содержание в породах и почвах. В кн.: Микроэлементы в некоторых почвах СССР. М., Наука. — Викторов С. В., Востокова Е. А., Вышивкин Д. Д. (1962). Введение в индикационную геоботанику. М., Изд. МГУ. — Власюк П. А., Хоменко О. Д. (1953). Вплив менілітових сланців на ріст рослин, урожай і цукристість коренів цукрових буряків і урожайність бавовнику. В кн.: Вивчення особливостей застосування добрив у Західних областях Української РСР. Київ, Вид. АН УРСР. — Вялов О. С. (1966). Палеогеновые отложения северного склона Карпат. В кн.: Геология СССР, 48, Карпаты. М., Недра. — Габинет М. П., Кульчицкий Я. О., Матковский О. И. (1976). Геология и полезные ископаемые Украинских Карпат. Львов, Изд. Львов. гос. унив. — Геологическая карта Украинских Карпат и прилегающих прогибов. (1977). Киев, Укргеология. — Герушинский З. Ю. (1957). Классификация лесорастительных условий Покутско-Мармарошских Карпат. Зап. Харьков. с.-х. инст., 16 (53). — Голубец М. А., Малиновский К. А., Стойко С. М. (1965). Геоботаническое районирование Украинских Карпат. Докл. и сообщ. Львов. отд. географ. общ. за 1964 г. Львов. — Голубець М. А., Малиновський К. А. (1968). Рослинність. В кн.: Природа Українських Карпат. Львів. Вид. Львів. держ. унів. — Горбачев Б. Н. (1960). Метод растений-индикаторов при составлении карт восстановленного растительного покрова. Бот. ж., 51, 4. — Горохова З. Н., Солодкова Т. І. (1970). Ліси Радянської Буковини. Львів, Вид. Львів. держ. унів. — Даниш В. В. (1973). Геологія західної частини південного схилу Українських Карпат. Київ, Наукова думка. — Докучаев В. В. (1954). Разбор главнейших почвенных классификаций. Избр. соч. М., Гос. изд. с.-х. лит. — Доленко Г. Н., Витрик С. П. (1959). Условия нефтеносности и направление геологоразведочных работ в Долинском нефтепромысловом районе. В кн.: Геологическое строение и нефтегазоносность западных и южных областей Украины. Киев, Изд. АН УССР. — Зонн С. В. (1960). О взаимодействиях лесной растительности с почвами в свете новых биогеоценотических исследований. В кн.: Сборник работ по геоботанике, ботанической географии, систематике растений и палеогеографии. Тр. МОИП, 3, секц. бот. М. — Иванова Е. Н. (1949). Горно-лесные почвы Среднего Урала. В кн.: Материалы по географии и картографии почв СССР. М.; Л., Изд. АН СССР. — Каппер С. Г. (1954). Хвойные породы. М., Гослесбумиздат. — Кульчицкий Я. О., Хлопонин К. Л. (1957). О возрасте ямненских песчаников (Восточные Карпаты). Геология нефти, 9. — Леса в Чехословакии. (1960). Ред. Л. Грузик и др. Прага, Гос. с.-х. изд. — Лукичева А. Н. (1972). Северотаежная растительность Сибирской платформы в связи с геологическим строением. Л., Наука. — Милкина Л. И. (1972). Растительный покров центральной части Украинских Карпат и некоторые вопросы его восстановления и охраны. Автореф. канд. дис. Киев. — Милкина Л. И. (1973). Значение литологии горных пород для восстановления коренных лесов Украинских Карпат. Лесоведение, 3. — Мілкіна Л. І. (1980). Ботанічні резервати і пам''ятки природи Івано-Франківської області. В кн.: Охорона природи Українських Карпат та прилеглих територій. Київ, Наукова думка. — Милкина Л. И. (1980). Литогенные еловые леса Украинских Карпат. Лесоведение, 2. — Молоткова И. И. (1961). Пихтовые горные леса. В кн.: Типы горных лесов. Ужгород, Закарпатск. обл. кн.-газ. изд. — Молоткова І. І. (1968). Продуктивність природних ялицевих деревостанів. В кн.: Підвищення продуктивності гірських лісів. Ужгород, Карпати. — Ососков П. (1909, 1912). Зависимость лесной растительности от геологического состава коренных пород. Лесн. ж., 4—5. — Остапенко Б. Ф. (1961а). Классификация типов леса Северной Буковины. Тр. Харьков. с.-х. инст., 30 (67). — Остапенко Б. Ф. (1961б). Лесоводственно-экологическая характеристика наиболее распространенных и хозяйственно важных типов леса Северной Буковины. Тр. Харьков. с.-х. инст., 30 (67). — Пастернак П. С. (1967). Лісові грунти Українських Карпат. Ужгород. Карпати. — Пастернак П. С. (1976). Хвойні ліси Карпат. В кн.: Хвойні ліси України. Київ, Урожай. — Порфір''єв В. Б., Лазаренко А. С., Гринберг І. В., Цибух В. Г. (1951). Менілітові сланці як новий вид мінерального добрива. Доп. АН УРСР, 1. — Ремезов Н. П., Погребняк П. С. (1965). Лесное почвоведение. М., Лесная промышленность. — Славин В. И. (1966). Мезозойская группа. В кн.: Геология СССР, 48, Карпаты. М., Недра. — Стоянов Н. А. (1959). Растительность. В кн.: Почвы Болгарии. М., Изд. АН СССР. — Ткаченко М. Е. (1955). Общее лесоводство. М.; Л., Гослесбумиздат. — Третяк Ю. Д. (1953). Бучини Закарпаття і шляхи їх поновлення. В кн.: Підвищення продуктивності ланів, лісів і гірських пасовищ Західних областей Української РСР. Київ, Вид. АН УРСР. — Трибун П. А. (1975). Распространение корневой губки в лесах Украинских Карпат. Лесоводство и агролесомелиорация, 40. Киев, Урожай. — Тюлина Л. (1928). К эволюции растительного покрова предгорий Южного Урала. Златоуст, Изд. Златоуст. общ. краевед. — Федец И. Ф. (1959). О лесорастительных условиях и вертикальной поясности лесов Средних Бескид. Науч. тр. Львов. лесотехн. инст., 4. — Федец И. Ф. (1963). Типы лесов и закономерности их формирования в Бескидах. Автореф. канд. дис. Харьков. — Федец И. Ф. (1964). Типологический очерк пихтовых лесов Бескид. В кн.: Лесоведение и лесоводство. Харьков, Изд. Харьков. гос. унив. — Федець І. П. (1957). Визначник типів лісу гірської частини Дрогобицької області. Львів, Вид. Львів. держ. унів. — Федець І. П. (1963). Закономірності поширення та продуктивності типів лісу Бескид. В кн.: Питання екології гірських лісів Карпат. Київ, Держсільгоспвидав УРСР. — Хржановский В. Г. (1952). Влияние менилитовых сланцев на рост и развитие древесных и кустарниковых растений. Доп. АН УРСР, 5. — Чертов О. Г., Филиппов Г. В., Мельницкая Г. Б. (1978). Крупномасштабное картирование почв при лесоустройстве. (Ротапринт). Л. — Шевченко С. В. (1957). Типы горных лесов Горган. Науч. зап. Львов. лесотехн. инст., 3. — Adamczyk B., Zarzycki K. (1963a). Gleby bieszczadskich zbiorowisk leśnych. Acta Agraria et Silvestria, 3. — Adamczyk B., Zarzycki K. (1963b). Studia glebowo-fitosocjologiczne nad zbiorowiskami leśnymi w Bieszczadach. Roczniki gleboznawcze, dodatek do t. 13. Warszawa, PWN. — Alexandrowicz B. (1962). Przyrodnicze podstawy przebudowy lasów Beskidu Żywieckiego. Sylwan, 2. — Baran S. (1968). Gleby świerczyn Żywiecczyzny. Sylwan, 10. — Baran S. (1977). Gleby jedliu Beskidu Sądeckiego. Acta Agraria et Silvestria, 17. — Bezačinski H. (1959). Problematika jedle na Slovensku. Lesnícky časopis, 2. — Bublinec E. (1978). Vplyv smreka na pôdu v zóne jedľ'obučin. Lesnictví, 24. — Buchwald K. (1951). Wald- und Forstgesellschaften der Revierförsterei Diensthoop. Angew. Pflanzensoz., 1. — Celiński F., Wojterski T. (1978). Zespoły leśne masywu Babiej Góry. Warszawa—Poznań, PWN. — Chodzicki F. (1956). Przebudowa lasów karpackich w Polsce. Sylwan, 10, ser. B. — Fajmonová E. (1978). Výskyt jedle (*Abies alba* Mill.) v Javorníkoch vo vzťahu k niektorým podnym vlastnostiam. Biologia (ČSSR), 33, 10. — Gerhard E. (1925). Fichtenschnellwuchsbetrieb. Allgem. Forst- und Jagdz., 101. — Houba A. (1962). Význam půdních rozborů pro typologický průzkum a pro hospodářskou úpravu lesů. Lesnictví, 8. — Klausing O. (1956). Untersuchungen über den Mineralsalzumsatz in Buchenwäldern auf Granit und Diorit. Forstwis. Centr., H. 1/2. — Leibundgut H. (1951). Aufbau und Waldbauliche Bedeutung der wichtigsten natürlichen Waldgesellschaften in der Schweiz. Bern. — Lohmeyer W. (1951). Die Pflanzengesellschaften der Eilenriede bei Hannover. Angew. Pflanzensoz., 3. — Łomnicki M. (1868). Wycieczka na Czarnogórę. Spraw. Kom. Fizyogr., 3. — Mayer H. (1970). Zur systematischen Beurteilung von Abieti-Fagetum und Abietetum im West- und Ostalpen Fagion. Vegetatio, 20, 5—6. — Myczkowski S. (1958). Klasyfikacja siedlisk w lasach górskich w Polsce na przykładzie Karpat Zachodnich. Sylwan, 9. — Oberdorfer E. (1939). Pflanzensoziologie, Pflanzengeographie und Waldbau. Ein Beispiel aus dem Nordschwarzwald. Allgem. Forst- und Jagdz., 115. — Peřina V., Chroust L., Kadlus Z. (1968). Nowe doświadczenia nad zabezpieczeniem drzewostanów przed klęskami wiatro- i śniegołomów. Sylwan, 6. — Sokołowski A. W. (1972). Przyrodnicza charakterystyka lasów Rumunii. Sylwan, 8. — Suchecki K. (1935). Samosiew jodły a niektóre jej ekologiczne własności. Lwów. — Szczuka J. (1971). Problem zagospodarowania lasów w Bieszczadach. Sylwan, 4. — Uziak S. (1963). Geneza i klasyfikacja gleb górskich w Karpatach fliszowych. Roczniki gleboznawcze, dodatek do t. 13. Warszawa, PWN. — Wajgl L. (1880). O Burkucie i jeziorach czarnohorskich. Pam. Tow. Tatrańsk., 5. — Zarzycki K. (1963). Lasy Bieszczadów Zachodnich. Acta Agraria et Silvestria, 3.

Институт ботаники
им. Н. Г. Холодного АН УССР,
Львовское отделение.

Получено 13 II 1980.

УДК 581.9 (470.118)

И. Н. Сафронова

МАТЕРИАЛЫ К ФЛОРЕ ОСТРОВОВ МЕЙБЕЛ И ГУКЕРА (АРХИПЕЛАГ ЗЕМЛЯ ФРАНЦА-ИОСИФА)

I. N. SAFRONOVA. MATERIALS TO THE FJORA OF THE MEBEL AND HOOKER ISLANDS (FRANZ JOSEPH LAND)

Приводится список сосудистых растений архипелага Земля Франца-Иосифа (57 видов), составленный на основании литературных источников и сборов автора. Указывается распространение видов на двух островах архипелага — Мейбел и Гукера.

Для решения ряда ботанико-географических вопросов необходимы сведения о флоре и растительности высокоарктических частей суши. В последние годы в связи с работами Группы растительности Крайнего Севера Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИН) в западном спектре Арктики получены новые данные о флоре и растительном покрове п-ва Таймыр («Арктические тундры. . .», 1979) и архипелага Северная Земля (Сафронова, 1981а). В 1979 г. автор статьи провела ботанико-географические исследования на двух островах (Мейбел и Гукера) архипелага Земля Франца-Иосифа, лежащего к северу от 80° с. ш. и являющегося самым северным участком суши нашей страны (Сафронова, 1981б).[1]

---

[1] Работа проходила в составе отряда Научно-производственного объединения Севморгео, сотрудникам которого А. В. Дитмару, И. В. Куликову, Ю. А. Михайлову, пользуясь случаем,

Северо-западная часть о. Гукера, где проводились исследования, представляет собой плато (130—140 м над ур. м.). Оно ограничено ледником на востоке; на севере, западе и юге имеет осыпные склоны со скальными выходами базальтов в верхних частях. На плато доминируют разнообразные полигональные тундры с общим проективным покрытием (ОПП) до 55%, в том числе с проективным покрытием (ПП) цветковых до 15%: наибольшие площади занимают травяные (*Papaver polare*, *Saxifraga* sp. sp., *Cerastium arcticum*) лишайниково-моховые щебнисто-пятнистые тундры, каменистые краевые части плато характеризуются распространением разнотравно(*Papaver polare*, *Saxifraga oppositifolia*, *S. cespitosa*)-мохово-лишайниковых каменистых полигональных тундр (ОПП — 50, ПП цветковых — 10—12%), у края ледника — мелкополигональных тундр с доминированием *Phippsia algida*. Моховые, разнотравно(*Cochlearia groenlandica*, *Saxifraga hyperborea*)-моховые, травяно(*Phippsia algida*, *Poa alpigena*, *Cochlearia groenlandica*, *Saxifraga* sp. sp., *Draba* sp. sp.)-моховые сомкнутые сообщества приурочены на плато к берегам ручьев. Такого типа сообщества характерны и для морских террас, которые на о. Гукера имеют узкие плоские часто сильно увлажненные поверхности и крутые щебнисто-каменистые склоны (высота террас до 40 м над ур. м.). На крутых склонах плато и морских террас большие площади занимают травяно-ивковые (*Salix polaris*, *Ranunculus sulphureus*, *Saxifraga cespitosa*, *Stellaria edwardsii*, *Alopecurus alpinus*, *Luzula nivalis*) лишайниково-моховые каменисто-щебнистые тундры.

На о. Мейбел свободная от ледника часть плато (350 м над ур. м.) очень невелика и почти лишена растительности. На крутых базальтовых склонах плато и на галечниковых морских террасах (высотой до 15 м над ур. м.) доминируют травяно-лишайниково-моховые и разнотравно-лишайниковые тундры. ОПП в них 50—75, в том числе ПП цветковых (*Papaver polare*, *Luzula confusa*, *Saxifraga* sp. sp., *Draba* sp. sp., *Cerastium arcticum* и др.) — 25—40%. Вдоль ручьев и по берегам озерков развиты травяно(*Cerastium regelii* ssp. *caespitosa*, *Pleuropogon sabinii*)-моховые и злаково(*Dupontia fisheri*, *Pleuropogon sabinii*)-моховые сомкнутые сообщества.

Впервые список сосудистых растений архипелага Земля Франца-Иосифа был составлен А. И. Толмачевым (1931) и насчитывал 36 видов. Позднее он был дополнен Б. А. Тихомировым (1948), данными «Арктической флоры СССР» (1966, 1971), А. И. Толмачевым и Г. Г. Шухтиной (1974), В. Д. Александровой (1977). В результате исследований на островах Мейбел и Гукера автор статьи добавила еще 7 таксонов: *Poa arctica* var. *vivipara*, *P. alpigena* ssp. *colpodea*, *P. tolmatchewii*, *Polygonum viviparum*, *Cerastium regelii* ssp. *regelii*, *Ranunculus hyperboreus* var. *hyperboreus*, *Draba pseudopilosa*). В настоящее время для архипелага известно 57 видов и подвидов, список которых с указанием экологии и распространения на островах Мейбел и Гукера приводится ниже. Семейства и роды располагаются по системе Энглера. Порядок расположения видов соответствует «Арктической флоре СССР». В скобках приводятся синонимы, под которыми данные виды указаны в ранее опубликованных источниках. Виды, для которых не приводится данных о распространении и экологии, не были встречены автором на островах Мейбел и Гукера.

1. *Alopecurus alpinus* Smith. Широко распространен, во всех типах местообитаний, очень обилен на щебнисто-каменистых склонах, по берегам озер, ручьев. На о. Мейбел в небольшом количестве на галечниковых морских террасах, на о. Гукера на плато.

2. *Arctagrostis latifolia* (R. Br.) Griseb.

3. *Deschampsia glauca* C. Hartm. (*D. cespitosa* (L.) Beauv. ssp. *glauca* (C. Hartm.) C. Hartm., *D. arctica* auct.). На о. Мейбел часто, в небольшом количестве, во всех типах местообитаний, кроме плато. Более обилен по сильно увлажненным участкам. На щебнистых и каменистых склонах плато единично. На о. Гукера редко, в небольшом количестве, в ивково-травяных (*Alopecurus alpinus*, *Des-*

выражаю благодарность. Благодарю всех членов экспедиции Гидрографического предприятия (начальник В. Н. Степанов) и экипаж экспедиционного судна, которые помогли осуществить работу на островах, а также сотрудников БИНа Б. А. Юрцева и В. В. Петровского за помощь в определении растений.

champsia glauca, *Ranunculus sulphureus*, *Salix polaris*) моховых пятнистых влажных тундрах на каменисто-щебнистых склонах морских террас, а также на заболоченных и временно заливаемых участках.

4. *Deschampsia alpina* (L.) Roem. et Schult.

5. *Pleuroporon sabinii* R. Br. На о. Мейбел нечасто, очень обилен, по руслам постоянных водотоков в воде, по берегам озерков в травяно(*Cerastium regelii* ssp. *caespitosa*, *Pleuropogon sabinii*)-моховых тундрах. На о. Гукера собран один раз в небольшом количестве на 40-метровой террасе на мысе Седова в воде постоянного ручья.

6. *Poa arctica* R. Br. Широко распространен, обилен, повсеместно. В большем количестве по хорошо дренированным типам местообитаний. На о. Гукера постоянный компонент травяно-ивковых лишайниково-моховых пятнистых тундр.

7. *Poa arctica* var. *vivipara* Hook. На о. Мейбел собран один раз в небольшом количестве в травяно-ожиковом (*Luzula confusa*, *Papaver polare*, *Saxifraga cespitosa*, *S. oppositifolia*, *S. cernua*, *S. nivalis*, *Stellaria edwardsii*) разреженном сообществе на щебнисто-каменистом конусе выноса морены. На о. Гукера редко, в небольшом количестве, в травяно-ивковых (*Salix polaris*, *Saxifraga cespitosa*, *S. nivalis*, *S. platysepala*, *S. cernua*, *Poa arctica*, *Alopecurus alpinus*) лишайниково-моховых пятнистых тундрах, в травяно(*Poa arctica*, *P. alpigena*, *Alopecurus alpinus*, *Papaver polare*, *Ranunculus sulphureus*, *Saxifraga nivalis*, *Stellaria edwardsii*)-моховых тундрах на каменисто-щебнистых склонах морских террас.

8. *Poa alpigena* (Blytt) Lindm. ssp. *alpigena*. Очень широко распространен, обилен, повсеместно.

9. *Poa alpigena* ssp. *colpodea* (Th. Fries) Jurtz. et Petrovsky. Широко распространен, обилен, повсеместно.

10. *Poa tolmatchewii* Roshev. Собран один раз на о. Гукера на каменистом склоне плато южной экспозиции в 1 км к востоку от мыса Седова.

11. *Poa abbreviata* R. Br. На о. Мейбел довольно редко, в небольшом количестве, на выходах песков, в травяно(*Papaver polare*, *Stellaria edwardsii*, *Cerastium arcticum*, *Saxifraga hyperborea*)-лишайниковых тундрах на галечниковых морских террасах, в травяно(*Papaver polare*, *Saxifraga nivalis*, *S. cernua*, *S. cespitosa*, *Stellaria edwardsii*, *Alopecurus alpinus*, *Poa alpigena*)-мохово-лишайниковых щебнисто-каменистых тундрах на склонах плато. На о. Гукера широко распространен, довольно обилен, по хорошо дренируемым типам местообитаний. Постоянный компонент травяно-ивковых лишайниково-моховых пятнистых тундр на каменисто-щебнистых склонах морских террас и плато.

12. *Dupontia fisheri* R. Br. На о. Мейбел довольно часто, обилен. В основном по сильно увлажненным типам местообитаний по берегам озер и ручьев в дюпонтиево-моховых тундрах. Встречается в травяно-ожиковых разреженных сообществах на щебнисто-каменистом конусе выноса морены. На о. Гукера редко, обилен. На 40-метровой морской террасе на мысе Седова в дюпонтиево-моховых и травяно(*Phippsia algida*, *Stellaria edwardsii*, *Cerastium arcticum*, *Saxifraga cernua*)-моховых тундрах по берегам озера и ручья.

13. *Phippsia algida* (Soland.) R. Br. Очень широко распространен, обилен, повсеместно. На о. Гукера образует фипсиевые группировки на участках плато, недавно вышедших из-под ледника.

14. *Phippsia concinna* (Th. Fries) Lindeb.

15. *Puccinellia vahliana* (Liebm.) Scribn. et Merr.

16. *Puccinellia angustata* (R. Br.) Rand et Redf. На о. Мейбел нечасто, необилен, на базальтовых осыпях. На о. Гукера собран один раз в травяно(*Saxifraga cespitosa*, *S. cernua*, *Poa abbreviata*, *Alopecurus alpinus*)-лишайниковой каменисто-щебнистой тундре на склоне плато в 1.5 км к востоку от мыса Седова.

17. *Carex ursina* Dew.

18. *Juncus biglumis* L. Редко. На о. Мейбел в небольшом количестве по берегам ручьев и озер в травяно(*Alopecurus alpinus*, *Poa alpigena*, *Papaver polare*, *Cerastium regelii* ssp. *caespitosum*, *Ranunculus sulphureus*)-моховых тундрах. На о. Гукера довольно обилен. В травяно(*Papaver polare*, *Cerastium regelii* ssp. *caespitosum*, *Stellaria edwardsii*, *Phippsia algida*, *Luzula nivalis*)-моховых мокрых тундрах, ивково-травяных (*Alopecurus alpinus*, *Deschampsia glauca*, *Draba*

oblongata, *D. pseudopilosa*, *Ranunculus sulphureus*) моховых влажных тундрах на склонах морских террас к востоку от мыса Седова.

19. *Luzula confusa* Lindeb. Широко распространен, обилен: на о. Мейбел всегда, на о. Гукера только иногда. Встречается в основном в сообществах на каменисто-щебнистых типах местообитаний. Редко образует сообщества травяно-ожиковые (*Luzula confusa*, *Papaver polare*, *Saxifraga cespitosa*, *S. oppositifolia*, *S. cernua*, *S. nivalis*, *Poa alpigena*, *P. arctica*) и лапчатково-ожиковые (*Luzula confusa*, *Potentilla hyparctica*) в западной части о. Мейбел.

20. *Luzula nivalis* (Laest.) Spreng. Часто, обилен (но менее, чем предыдущий вид). На о. Мейбел в травяно(*Alopecurus alpinus*, *Poa alpigena*, *Papaver polare*, *Ranunculus sulphureus*, *Saxifraga cernua*)-мохово-лишайниковых тундрах на галечниковых морских террасах (на каменисто-щебнистых склонах плато и на плато отсутствует). На о. Гукера обилен на каменистых осыпях, в травяно-ивковых (*Cerastium regelii* ssp. *caespitosum*, *Stellaria edwardsii*, *Papaver polare*, *Phippsia algida*, *Luzula nivalis*) моховых пятнистых мокрых тундрах, в травяно-ивковых (*Salix polaris*, *Ranunculus sulphureus*, *Saxifraga cespitosa*, *Stellaria edwardsii*, *Alopecurus alpinus*, *Luzula nivalis*) лишайниково-моховых тундрах на каменисто-щебнистых склонах морских террас, в небольшом количестве в разнотравно-лишайниковых тундрах на склонах морских террас и в травяно-лишайниково-моховых пятнистых тундрах на плато.

21. *Salix polaris* Wahlenb. На о. Мейбел не встречен. На о. Гукера довольно часто, обилен, в травяно-ивковых лишайниково-моховых сухих и влажных тундрах на каменисто-щебнистых склонах плато и морских террас. На плато только в северной части у мыса Альберта Маркама на каменистых участках.

22. *Salix arctica* Pall.

23. *Oxyria digyna* (L.) Hill. Встречен один раз на о. Мейбел в небольшом количестве в разнотравно (*Cochlearia groenlandica*, *Draba pseudopilosa*)-моховой тундре в микропонижении на крупногалечниковой морской террасе.

24. *Polygonum viviparum* L. Встречен на о. Гукера один раз в небольшом количестве в травяно-ивковой (*Salix polaris*, *Alopecurus alpinus*, *Poa arctica*, *Saxifraga cespitosa*, *S. nivalis*, *S. platysepala*) лишайниково-моховой каменисто-щебнистой тундре на склоне морской террасы в 1 км к востоку от мыса Седова.

25. *Stellaria edwardsii* R. Br. (*S. longipes* auct.). Очень широко распространен, обилен, во всех типах местообитаний.

26. *Stellaria crassipes* Huil.

27. *Cerastium arcticum* Lange (*C. hyperboreum* Tolm.). Широко распространен, во всех типах местообитаний. На о. Мейбел обилен повсеместно, на о. Гукера — только на каменистых осыпях.

28. *Cerastium regelii* Ostenf ssp. *regelii*. Собран один раз на о. Мейбел в травяно(*Cerastium regelii* ssp. *regelii*, *Poa alpigena*, *Alopecurus alpinus*)-моховой тундре на берегу ручья.

29. *Cerastium regelii* Ostenf. ssp. *caespitosum* (Malmgr.) Tolm. Широко распространен, необилен, во всех типах местообитаний (обилен по более увлажненным).

30. *Sagina intermedia* Fenzl (*S. nivalis* Fries, *S. linnaei* auct.)

31. *Minuartia rubella* (Wahlenb.) Hiern. Нечасто, необилен. По хорошо дренированным типам местообитаний. На о. Мейбел в разнотравных (*Minuartia rubella*, *Draba subcapitata*) группировках на мелкощебнистых осыпях между выходами базальтовых покровов на склонах плато, в разнотравно (*Papaver polare*, *Ranunculus sulphureus*, *Draba subcapitata*)-лишайниково-моховых сообществах на галечниковых морских террасах. На о. Гукера в травяно-ивковых (*Salix polaris*, *Saxifraga cespitosa*, *S. cernua*, *S. oppositifolia*, *Potentilla hyparctica*, *Papaver polare*) мохово-лишайниковых каменистых тундрах, в травяно(*Papaver polare*, *Saxifraga cespitosa*, *S. cernua*, *Cerastium arcticum*, *Poa abbreviata*, *Alopecurus alpinus*, *Poa alpigena* ssp. *colpodea*, *Stellaria edwardsii*, *Draba subcapitata*)-лишайниковых каменистых тундрах на склонах морских террас.

32. *Silene acaulis* (L.) Jacq.

33. *Ranunculus hyperboreus* Rottb. var. *hyperboreus*. Только на о. Мейбел, нечасто, обилен, в воде и по берегам озер и ручьев.

34. *Ranunculus sulphureus* C. J. Phipps. Очень широко распространен, обилен, во всех типах местообитаний.

35. *Ranunculus sabinii* R. Br.

36. *Papaver polare* (Tolm.) Perf. Очень широко распространен, обилен, во всех типах местообитаний.

37. *Papaver radicatum* Rottb. (Возможно, под этим названием упоминался предыдущий вид).

38. *Cardamine bellidifolia* L. Широко распространен на о. Мейбел; нечасто на о. Гукера, необилен, во всех типах местообитаний.

39. *Draba pauciflora* R. Br. (*D. adamsii* Ledeb.). Редко, в небольшом количестве. В разнообразных типах местообитаний на о. Мейбел; в пятнистых и каменисто-щебнистых тундрах на о. Гукера.

40. *Draba subcapitata* Simm. Широко распространен, необилен. На о. Мейбел в разнотравных (*Minuartia rubella*, *Draba subcapitata*) группировках на мелкощебнистых осыпях между выходами базальтовых покровов на склонах плато, на крупногалечниковых морских террасах, на выходах песков, в разнотравно(*Papaver polare*, *Saxifraga nivalis*, *S. cespitosa*, *Stellaria edwardsii*)-лишайниково-моховых щебнисто-каменистых тундрах на склонах плато, редко — в травяно(*Poa alpigena*, *Alopecurus alpinus*, *Ranunculus sulphureus*, *Cerastium regelii* ssp. *caespitosum*, *Papaver polare*)-лишайниково-моховых тундрах. На о. Гукера в травяно (*Papaver polare*, *Saxifraga nivalis*, *S. cernua*, *S. cespitosa*, *Phippsia algida*)-лишайниково-моховых щебнисто-каменистых тундрах, в ивково-травяных (*Alopecurus alpinus*, *Poa arctica*, *Luzula nivalis*, *Saxifraga cespitosa*, *S. nivalis*, *S. cernua*, *S. platysepala*, *Salix polaris*) лишайниковых щебнисто-пятнистых тундрах на склонах плато и морских террас, в травяных (*Papaver polare*, *Saxifraga cespitosa*, *S. oppositifolia*, *Cerastium regelii* ssp. *caespitosum*, *Alopecurus alpinus*, *Phippsia algida*) сообществах на каменисто-песчаных участках склонов, в разнотравно (*Papaver polare*, *Cardamine bellidifolia*, *Saxifraga oppositifolia*, *S. nivalis*, *Cerastium arcticum*)-мохово-лишайниковых тундрах на плато.

41. *Draba oblongata* R. Br. ex DC. Очень широко распространен, в довольно значительном количестве, почти во всех типах местообитаний.

42. *Draba alpina* L. Редко. На о. Мейбел в небольшом количестве в травяно(*Saxifraga cernua*, *S. hyperborea*, *Draba oblongata*, *Ranunculus sulphureus*, *Alopecurus alpinus*)-лишайниково-моховых тундрах на галечниковых морских террасах. На о. Гукера собран один раз в травяно(*Papaver polare*, *Saxifraga cespitosa*, *S. oppositifolia*, *Cerastium arcticum*)-лишайниково-моховой тундре на каменистом склоне южной экспозиции.

43. *Draba corymbosa* R. Br. ex DC. (*D. macrocarpa* Adam).

44. *Draba pseudopilosa* Pohle. Широко распространен, в значительном количестве. На о. Мейбел в разнообразных типах местообитаний, но чаще на галечниковых морских террасах. На о. Гукера в травяно(*Saxifraga oppositifolia*, *S. cernua*, *S. nivalis*, *Poa alpigena* ssp. *colpodea*, *Phippsia algida*, *Draba pseudopilosa*, *D. oblongata*)-лишайниково-моховых щебнисто-каменистых тундрах, в ивково-травяных (*Alopecurus alpinus*, *Luzula nivalis*, *Papaver polare*, *Ranunculus sulphureus*, *Saxifraga cespitosa*, *Salix polaris*) лишайниково-моховых пятнистых и каменистых тундрах, в травяно(*Cerastium regelii* ssp. *caespitosum*, *Stellaria edwardsii*, *Poa alpigena*, *Draba pseudopilosa*)-моховых мокрых тундрах по берегам ручьев.

45. *Draba lactea* Adam.

46. *Cochlearia arctica* Schlecht. ex DC.

47. *Cochlearia groenlandica* L. Очень широко распространен. На о. Мейбел довольно обилен. В разнообразных типах местообитаний. На о. Гукера обилен по сильно увлажненным типам местообитаний в травяно-моховых сомкнутых тундрах, в травяно(*Phippsia algida*, *Saxifraga hyperborea*, *Cochlearia groenlandica*)-моховых мелкополигональных тундрах на плато, в меньшем количестве — в разнотравно(*Papaver polare*, *Phippsia algida*, *Saxifraga cernua*, *S. nivalis*, *S. hyperborea*, *S. oppositifolia*)-лишайниково-моховых пятнистых тундрах на плато, на каменистых склонах плато и морских террас.

48. *Saxifraga cespitosa* L. Широко распространен, в разнообразных типах

местообитаний. На о. Мейбел повсеместно довольно обилен. На о. Гукера очень обилен на каменистых участках плато и склонах плато и морских террас, в других типах местообитаний — в небольшом количестве.

49. *Saxifraga cespitosa* L. ssp. *exaratoides* (Simm.) Engl. et Irmsch. (*S. groenlandica* L. ssp. *exaratoides* Simm.).

50. *Saxifraga cernua* L. Очень широко распространен, обилен, во всех типах местообитаний.

51. *Saxifraga foliolosa* R. Br. (*S. stellaris* auct.). Широко распространен, в большом количестве, в разнообразных типах местообитаний.

52. *Saxifraga hyperborea* R. Br. (*S. rivularis* auct.). Очень широко распространен, в значительном количестве, в разнообразных типах местообитаний.

53. *Saxifraga nivalis* L. Очень широко распространен, в значительном количестве, почти во всех типах местообитаний.

54. *Saxifraga oppositifolia* L. Широко распространен, обилен, в тундровых сообществах на щебнисто-каменистых местообитаниях.

55. *Saxifraga platysepala* (Trautv.) Tolm. На о. Мейбел отсутствует. На о. Гукера нечасто, в небольшом количестве. Постоянный компонент травяно-ивковых (*Salix polaris*, *Alopecurus alpinus*, *Luzula nivalis*, *Papaver polare*, *Ranunculus sulphureus*, *Saxifraga cespitosa*) лишайниково-моховых щебнисто-каменистых и пятнистых тундр.

56. *Saxifraga tenuis* (Wahlenb.) H. Smith.

57. *Potentilla hyparctica* Malte. На о. Мейбел нечасто, единично в сообществах на галечниковых морских террасах, обилен на песчаной морской террасе в западной части острова в лапчатково-ожиковых (*Luzula confusa*, *Potentilla hyparctica*) сообществах. На о. Гукера широко распространен, в значительном количестве, постоянный компонент травяно-ивковых лишайниково-моховых щебнисто-каменистых тундр на склонах морских террас.

Из общего списка сосудистых растений архипелага Земля Франца-Иосифа на островах Мейбел и Гукера не встречено 16 видов; 27 видов (66%) имеют одинаковое распространение и обилие на обоих островах. На о. Мейбел не встречаются четыре вида, собранные на о. Гукера (*Poa tolmatchewii*, *Salix polaris*, *Polygonum viviparum*, *Saxifraga platysepala*), на о. Гукера не встречаются три вида, собранные на о. Мейбел (*Oxyria digyna*, *Cerastium regelii* ssp. *regelii*, *Ranunculus hyperboreus* var. *hyperboreus*).

В ряде случаев отсутствие или разница в распространении и обилии вида на одном из островов, вероятно, объясняется отсутствием или малым распространением сходных типов местообитаний.

Ведущим семейством во флоре архипелага является *Poaceae* (16 видов), в следующих трех семействах значительно меньшее число видов, но достаточно высокое: *Brassicaceae* (10), *Saxifragaceae* (9), *Caryophyllaceae* (8). В остальных семействах содержится от трех до одного вида: *Juncaceae* и *Ranunculaceae* (по 3), *Salicaceae*, *Polygonaceae* и *Papaveraceae* (по 2), *Cyperaceae* и *Rosaceae* (по одному).

Порядок расположения родов в нисходящем ряду по числу видов следующий: *Saxifraga* (9), *Draba* (7), *Poa* (6). В остальных родах представлено от трех до одного вида.

По соотношению широтных элементов в рассматриваемой флоре доминируют арктические виды — 32 (56.2%), высокоарктических — 8 (14%), всего арктических и высокоарктических — 40 (70.2%), арктоальпийских — 16 (28%), аркто-бореальных — 1 (1.8%).

По долготному распространению все виды можно разделить на циркумполярные и нециркумполярные. Циркумполярных видов и подвидов насчитывается 46 (80.7%). Нециркумполярные виды и подвиды составляют две группы: 1) с центром ареала на западе — 6, или 10.5% (*Deschampsia alpina*, *Puccinellia vahliana*, *Cerastium regelii* ssp. *caespitosum*, *Saxifraga cespitosa* ssp. *exaratoides* — амфиатлантические виды, *Silene acaulis* — европейско-американско-чукотский вид, *Cerastium arcticum* — европейско-восточноамериканский); 2) с центром ареала на востоке — 5, или 8.8% (*Phippsia concinna* — восточноевропейско-сибирский, *Draba oblongata* — восточноевропейско-сибирско-американский, *Cerastium regelii* ssp. *regelii* — сибирско-американский, *Draba* *pseudopilosa* — восточносибирско-западноамериканский, *Salix polaris* — преимущественно евразиатский).

Выявленные соотношения во флоре архипелага Земля Франца-Иосифа (расположение семейств в нисходящем ряду по числу видов, соотношение широтных и долготных элементов) типичны для высокоарктических флор.

Согласно недавно опубликованному (Юрцев и др., 1978) флористическому районированию Арктики, архипелаг Земля Франца-Иосифа относится к высокоарктической подпровинции Свальбард Европейско-Западно-Сибирской (Ненецкой) провинции. На архипелаге происходит перекрытие ареалов западных и восточных элементов флоры данной подпровинции. Западные элементы флоры имеют здесь восточный предел распространения в высокой Арктике, восточные — находятся на западной окраине своих ареалов.

ЛИТЕРАТУРА

Александрова В. Д. (1977). Структура растительных группировок полярной пустыни о. Земля Александры (Земля Франца-Иосифа). Л., Наука. — Арктические тундры и полярные пустыни Таймыра. (1979). Л., Наука. — Арктическая флора СССР. (1966, 1971). 3, 6. Л., Наука. — Сафронова И. Н. (1981а). Флора о. Октябрьской Революции. Тр. ААНИИ, 367. Исследования ледникового покрова и перигляциала Северной Земли. Л., Гидрометеоиздат. — Сафронова И. Н. (1981б). О флоре и растительности о. Гукера и о. Мейбел (архипелаг Земля Франца-Иосифа). В кн.: Биологические проблемы Севера. IX симпозиум (тез. докл.), 1. Сыктывкар. — Тихомиров Б. А. (1948). К характеристике флоры западного побережья Таймыра. Петрозаводск. — Толмачев А. И. (1931). Материалы для флоры европейских арктических островов. Ж. Русск. бот. общ., 16, 5—6. — Толмачев А. И., Шухтина Г. Г. (1974). Новые данные о флоре Земли Франца-Иосифа. Бот. ж., 59, 2. — Юрцев Б. А., Толмачев А. И., Ребристая О. В. (1978). Флористическое ограничение и разделение Арктики. В кн.: Арктическая флористическая область. Л., Наука.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 27 I 1982.

УДК 581.3 : 582.542.2

Т. И. Нечаева, Ю. С. Полийчук

ОБ ОДНОДОМНОСТИ У *CAREX MACROCEPHALA (CYPERACEAE)*

T. I. NECHAEVA, J. S. POLICHUK. ON THE MONOECY IN *CAREX MACROCEPHALA* (*CYPERACEAE*)

Сообщается о нахождении однодомных экземпляров у *Carex macrocephala*.

Carex macrocephala Willd. ex Spreng. широко распространен в пределах Дальнего Востока СССР. Это весьма обычный вид на морских побережьях Камчатки, Сахалина, Нижнего Амура и Приморья. Он является обязательным компонентом растительности приморских песков в Хасанском р-не Приморского края, где мы наблюдали его в течение 1978—1980 гг.

Данный вид обычно рассматривался как двудомное растение (Воробьев и др., 1966; Ворошилов, 1966), репродуктивные побеги которого несут только мужские или только женские соцветия. Редким явлением считались однодомные экземпляры со смешанным соцветием, состоящим из мужских и женских колосков (Кречетович, 1935; Егорова, 1966). Однако наши наблюдения в природе показали, что однодомные растения у *C. macrocephala* — не такое редкое явление. Этот вид характеризуется длинным симподиальным корневищем, от которого отходят пучки побегов, образующиеся в результате ветвления каждого побега предыдущего порядка. Мы неоднократно собирали растения, у которых репродуктивные побеги одних пучков несут мужские соцветия, а других —

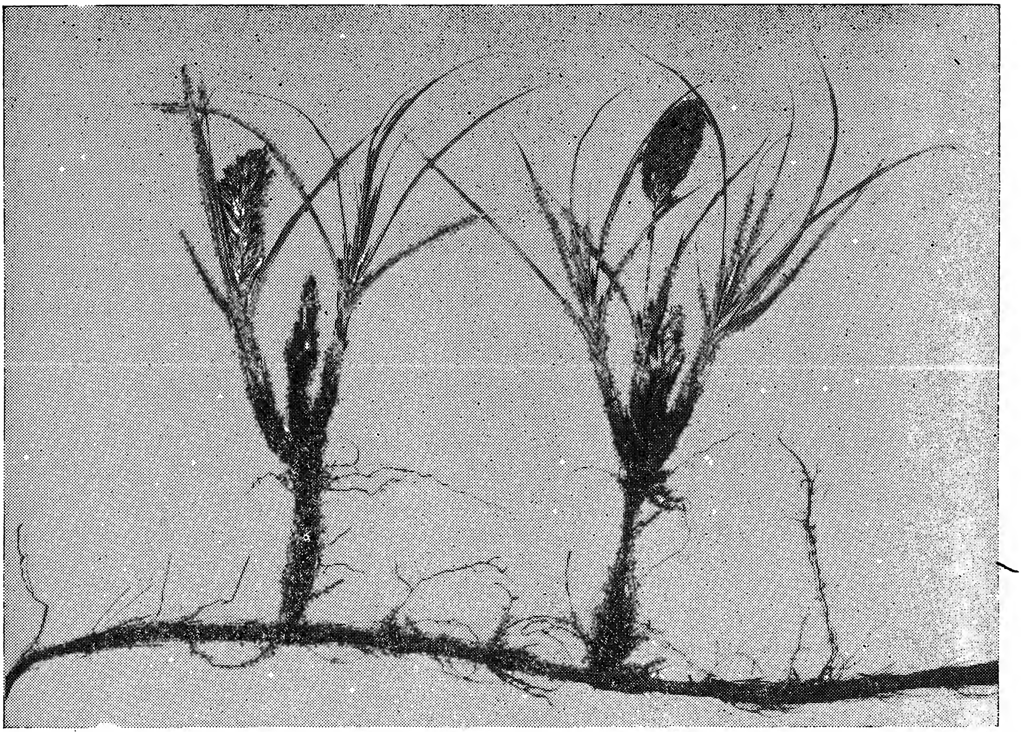


Рис. 1. *Carex macrocephala* (по экз.: Приморский край, Хасанский р-н, с. Рязановка, на морском побережье, 2 VI 1980, Е. А. Басько и В. А. Гелей).

Справа — побег с мужским соцветием, *слева* — с женским.

женские (рис. 1). Пучки побегов с мужскими и женскими соцветиями связаны между собой горизонтальными участками симподиального корневища, т. е. принадлежат одному растению, которое, следовательно, является однодомным. Но если при гербаризации этого растения происходит его разделение, так что на одном гербарном листе оказываются участки корневища с пучками побегов, несущими только мужские или только женские соцветия, то в этом случае растение может быть ошибочно принято за двудомное.

Иногда мы встречали и такие экземпляры *C. macrocephala*, у которых в одном и том же пучке развиваются побеги и с мужским, и с женским соцветиями (рис. 2). Такие растения уже без всякого сомнения следует считать однодомными.

На основании изложенных фактов можно сделать вывод, что однодомность у *C. macrocephala* — не столь редкое явление, как это считалось прежде, и что, возможно, именно однодомные, а не двудомные растения характерны для этого вида.

Приводим перечень собранных гербарных образцов *C. macrocephala*, являющихся однодомными растениями: г. Петропавловск-Камчатский, на песчаном берегу, 11 VIII 1960, Л. Федорова; Приморский край, Хасанский р-н, песчаные дюны в устье реки Тюмень-Ула, 5 VI 1974, И. Иванова и Т. Беляева; Хасанский р-н, с. Рязановка, на морском побережье, 13 VII 1978 и 17 VII 1979, Т. Нечаева; там же, 15 VII 1979, Е. Чегодаева; там же, 18 VII 1979, И. Сигайлюк; там же, 18 VII 1979, А. Борзова; там же, 28 V 1980, Л. Поспелов, Г. Яшенкова, С. Рустамова; там же, 2 VI 1980, Е. А. Басько и В. А. Гелей; там же, 4 VI 1980, М. Киселева и Н. Козлова; там же, 4 VII 1980, Г. Ким.

Цитированные образцы хранятся в гербарии Биолого-почвенного института ДВНЦ АН СССР (VLAD), на кафедре ботаники Дальневосточного государственного университета, некоторые дублеты переданы в гербарий Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (LE). В заключение приносим искреннюю благодарность Т. В. Егоровой за помощь при подготовке данной статьи к печати.

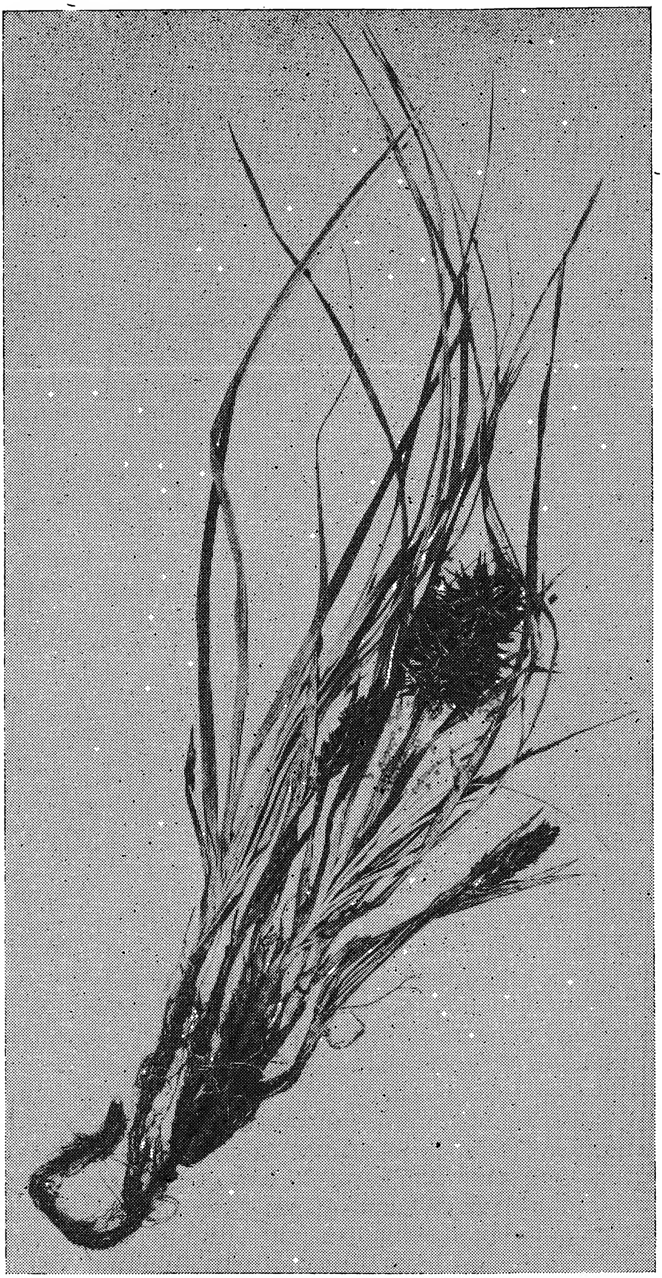


Рис. 2. *Carex macrocephala* (по экз.: Приморский край, Хасанский р-н, с. Рязановка, на морском побережье, 17 VII 1979, Т. Нечаева).

В центре — побег с женским соцветием, *с боков* — побеги с мужскими соцветиями.

ЛИТЕРАТУРА

Воробьев Д. П., Ворошилов В. Н., Горовой П. Г., Шретер А. И. (1966). Определитель растений Приморья и Приамурья. М.; Л., Наука. — Ворошилов В. Н. (1966). Флора советского Дальнего Востока. М., Наука. — Егорова Т. В. (1966). Осоки СССР. Виды подрода *Vignea*. М.; Л., Наука. — Кречетович В. И. (1935). Род Осока — *Carex* L. В кн.: Флора СССР, 3. М.; Л., Изд. АН СССР.

Дальневосточный государственный университет,
Владивосток.

Получено 29 IX 1980.

УДК 581.47 : 582.734

В. В. Старикова

МОРФОЛОГО-АНАТОМИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ОРЕШКОВ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА *ROSA (ROSACEAE)*

V. V. STARIKOVA. MORPHOLOGICAL-ANATOMICAL CHARACTERISTICS OF NUTLETS IN SOME SPECIES OF *ROSA* (*ROSACEAE*)

Род *Rosa* очень труден для изучения в систематическом отношении, так как для многих его видов характерны большая внутривидовая изменчивость и способность к межвидовой гибридизации. Наличие многочисленных систем рода (Хржановский, 1958а, б) говорит о том, что вопрос этот окончательно не решен. Для суждения о правильности той или иной системы необходимо получение наибольшего количества данных не только по морфологическим, но и по анатомическим структурам видов. Однако анатомических исследований шиповников мало, почти не изучена анатомия репродуктивных органов. Между тем анатомо-карпологический метод имеет большое значение в систематике некоторых семейств и родов (Зажурило, 1935).

В предыдущих работах (Старикова, 1973, 1975, 1977) мы дали морфолого-анатомическую характеристику орешков 13 видов рода *Rosa* L. В настоящем сообщении описаны морфологические и анатомические признаки орешков еще 6 видов этого рода.

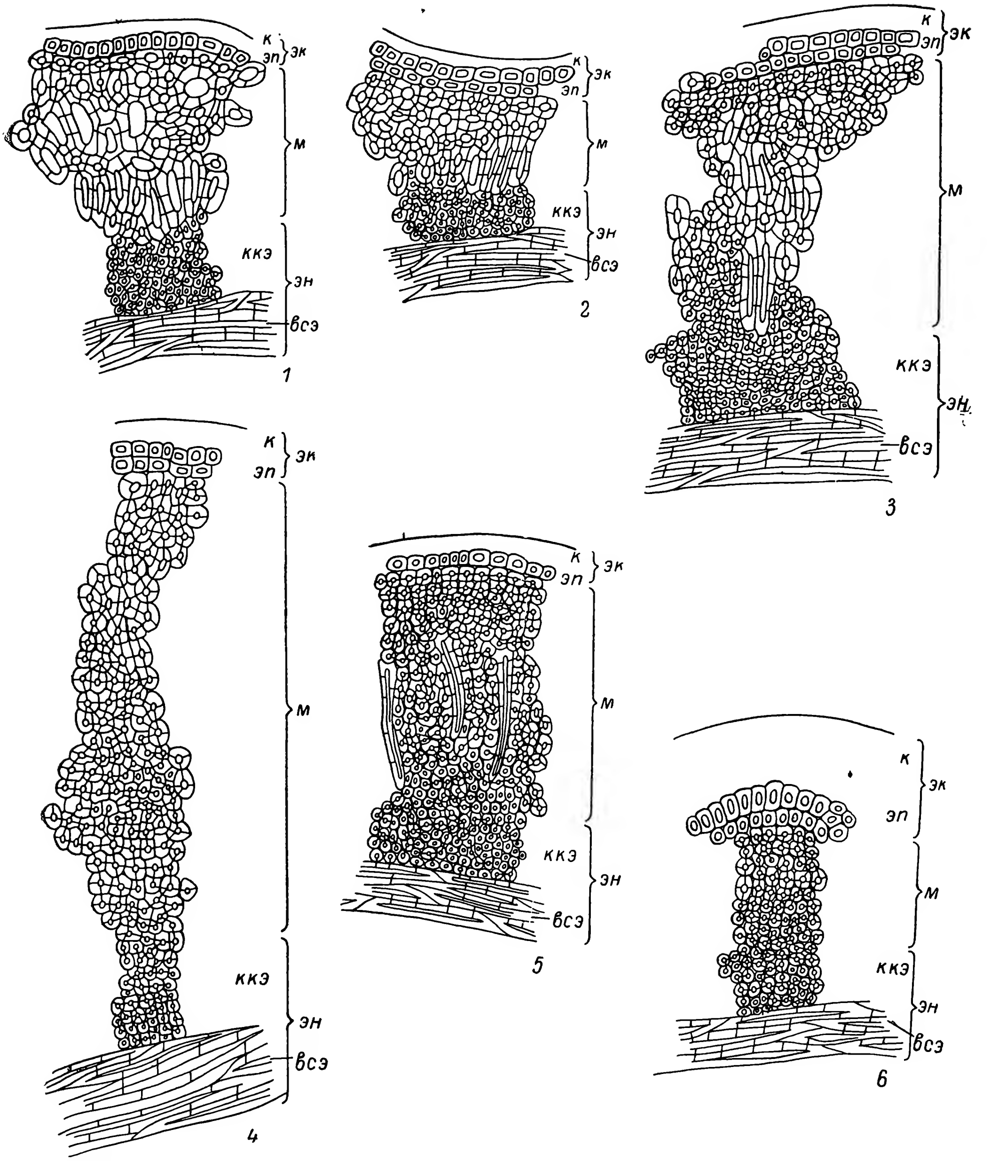
У *Rosa davurica* Pall. орешки коричневые, яйцевидные, поверхность их округлая, слабо блестящая, средняя длина 4.3, ширина 2.3 мм. У *R. acicularis* Lindl. орешки желтовато-бурые, яйцевидные, сильно сжатые с боков, поверхность несколько угловатая, блестящая, средняя длина 4.1, ширина 1.8 мм. У *R. mollis* Smith. орешки желтовато-рыжие, яйцевидные, поверхность их округло-угловатая, блестящая, средняя длина 3.7, ширина 2.2 мм. У *R. microphylla* Roxb. орешки бледно-песочные, округло-яйцевидные, несколько сжатые с боков, блестящие, средняя длина их 4.5, ширина 3.1 мм. У *R. cinnamomea* L. орешки бледно-терракотовые, яйцевидные, поверхность их угловатая, блестящая, средняя длина 2.7, ширина 1.8 мм. У *R. multiflora* Thunb. орешки бледно-песочные, сердцевидные, несколько угловатые, матовые, средняя длина их 3.9, ширина 2.1 мм.

В околоплоднике зрелых орешков ясно различаются 3 части: одно- или двуслойный экзокарпий, наружные стенки клеток эпидермы которого пропитаны кутином и имеют хорошо выраженную кутикулу, мезокарпий различной мощности и двуслойный эндокарпий. Перикарпий состоит из склеренхимной ткани, представленной различными склереидами, которые различаются по форме, размерам, толщине оболочек. Оболочки всех клеток мезокарпия и эндокарпия одревесневшие, с хорошо выраженной слоистостью и многочисленными порами.

У *R. davurica* (см. рисунок, *1*) экзокарпий состоит из одного ряда эпидермальных клеток, покрыт хорошо выраженной кутикулой; мезокарпий составляет немногим более половины всей толщины перикарпия и состоит из крупных, толстостенных неправильной формы клеток. Эндокарпий двуслойный; непосредственно с мезокарпием граничит слой мелких каменистых клеток, а внутренний его слой, выстилающий полость гнезда плодика, образован очень узкими склереидами, вытянутыми в продольном направлении.

У *R. acicularis* (см. рисунок, *2*) общая толщина перикарпия небольшая. Экзокарпий двуслойный, состоит из эпидермальных и субэпидермальных клеток, покрыт тонким слоем кутикулы. Мезокарпий образован несколькими рядами крупных округлых или несколько вытянутых толстостенных клеток. Эндокарпий типичного строения и составляет почти половину толщины околоплодника.

У *R. mollis* (см. рисунок, *3*) околоплодник значительной толщины. На поверхности орешков хорошо развит слой кутикулы. Экзокарпий двуслойный. Мезокарпий образован толстостенными округловатыми клетками, и он постепенно переходит в мощный слой каменистых клеток эндокарпия. В центральной части мезокарпия встречаются склереиды удлиненной формы, вытянутые



Поперечные срезы околоплодника *Rosa davurica* (*1*), *R. acicularis* (*2*), *R. mollis* (*3*), *R. mierophylla* (*4*), *R. cinnamomea* (*5*), *R. multiflora* (*6*).

к — кутикула, *эп* — эпидерма, *эк* — экзокарпий, *м* — мезокарпий, *эн* — эндокарпий, *ккэ* — каменистые клетки эндокарпия, *всэ* — внутренний слой эндокарпия.

в поперечном направлении. Эндокарпий имеет типичное двуслойное строение, образован слоем каменистых клеток и слоем узких, вытянутых в продольном направлении склереид.

У *R. mierophylla* (см. рисунок, *4*) перикарпий очень мощный с хорошо выраженным слоем кутикулы. Экзокарпий двуслойный. Основную толщу околоплодника образует однородный мезокарпий, состоящий из округлых небольших толстостенных клеток. Он постепенно переходит в слой каменистых клеток эндокарпия того же строения, что и у предыдущих видов.

У *R. cinnamomea* (см. рисунок, *5*) околоплодник отличается небольшой толщиной. Кутикулярный слой хорошо развит. Экзокарпий образован одним рядом эпидермальных клеток. Мезокарпий однородный, состоит из каменистых клеток, размер которых постепенно уменьшается от периферии к центру, и сливается со слоем каменистых клеток эндокарпия. В толще мезокарпия изредка встречаются сильно вытянутые в поперечном направлении склереиды. Эндокарпий такой же, как и у предыдущих видов.

У *R. multiflora* (см. рисунок, *6*) перикарпий небольшой толщины с очень мощным слоем кутикулы. Экзокарпий двуслойный. Мезокарпий составляет треть толщины околоплодника, состоит из довольно мелких толстостенных клеток округлой формы и постепенно переходит в слой каменистых клеток эндокарпия. Эндокарпий имеет характерное для других видов строение и составляет почти половину всего околоплодника.

Таким образом, орешки изученных видов рода *Rosa* различаются морфологически и анатомически. Анатомические различия касаются общей толщины перикарпия, толщины кутикулы, количества рядов клеток экзокарпия, размеров клеток мезокарпия, толщины мезокарпия и эндокарпия. По анатомии орешков исследованные виды можно объединить в две группы: 1) *R. davurica*, *R. acicularis*, *R. mollis*, у них четко разграничиваются мезокарпий и эндокарпий, 2) *R. mierophylla*, *R. cinnamomea*, *R. multiflora*, у этих видов мезокарпий постепенно переходит в слой каменистых клеток эндокарпия.

ЛИТЕРАТУРА

Зажурило К. К. (1935). Современные проблемы анатомии в карпологии. Тр. Воронеж. унив., 7. — Старикова В. В. (1973). Морфолого-анатомическая характеристика некоторых видов *Rosa*. Бот. ж., 58, 6. — Старикова В. В. (1975). Анатомо-морфологическая характеристика орешков *Rosa rugosa* Thunb. в процессе их развития. Бот. ж., 60, 4. — Старикова В. В. (1977). Морфолого-анатомическая характеристика орешков некоторых видов *Rosa* (сем. *Rosaceae*). Бот. ж., 62, 10. — Хржановский В. Г. (1958а). Розы. М., Сов. наука. — Хржановский В. Г. (1958б). История классификации рода *Rosa*. Сб. работ каф. ботаники с/х акад. им. К. А. Тимирязева, 1.

Ульяновский государственный педагогический
институт им. И. Н. Ульянова.

Получено 16 IV 1980.

УДК 581.4 : 582.26

И. В. Макарова, Н. Е. Гусляков

ТИПЫ РАСПОЛОЖЕНИЯ АРЕОЛ В ШТРИХАХ НА СТВОРКАХ ПЕННАТНЫХ ДИАТОМОВЫХ ВОДОРОСЛЕЙ

I. V. MAKAROVA, N. E. GUSLIAKOV. THE TYPES OF ARRANGEMENT OF AREOLAE IN THE STRIAE ON THE VALVAE OF PENNATAE DIATOMS

Описываются типы и подтипы расположения ареол в штрихах у пеннатных диатомовых водорослей. Известное в настоящее время разнообразие в расположении ареол сводится к трем типам, внутри которых выделяется пять подтипов.

Известно, что важной деталью панциря пеннатных диатомовых водорослей являются штрихи, характер расположения которых широко используется в их таксономии. Как показали исследования в трансмиссионном и сканирующем электронных микроскопах, штрихи у пеннатных диатомей представляют собой отдельные ряды ареол или альвеол, расположенных в определенном порядке («Предложения. . .», 1977). Как следует из данных E. Cox и R. Ross (доклад на VI Международном симпозиуме по современным и ископаемым диатомеям, 1980, Будапешт), ареолы бывают локулярные и пороидные, обычно с одной стороны прикрытые только рикой, хотя велум также имеется у некоторых видов. Рика представляет собой очень тонкий перфорированный слой кремнезема с отверстиями не более 15 нм в диаметре, часто расположенными крестообразно (Ross et al., 1979). У многих диатомей ряды ареол размещаются в углублениях (ложбинках, желобках и т. д.). Последние могут находиться как с внутренней (*Fragilariopsis kerguelensis* (O'Meare) Hust., *Mastogloia mauritiana* Brun.), так и с наружной (*Rhopalodia musculus* (Kütz.) O. Müll.) сторон створок (Montgomery, Miller, 1978). Но не для всех видов характерно наличие подобных понижений, и штрихи в таком случае располагаются на более или менее ровной поверхности (виды родов *Navicula* Bory, *Mastogloia* Thw., *Amphipleura rutilans* (Trentep.) Cl.), а в редких случаях ареолы размещаются снаружи на заметных возвышениях (*Navicula* sp. —Montgomery, Miller, 1978, tab. 147, D). Уместно отметить еще и смешанный тип, присущий некоторым представителям *Mastogloia*, когда по краю створки ареолы расположены в углублениях (внутренняя поверхность), а на середине створки — на ровной поверхности. Каждый штрих состоит из одного или нескольких рядов ареол. Промежутки между рядами ареол представляют собой, как правило, утолщенные участки панциря, часто в виде ребер.

С целью облегчения идентификации видовых и внутривидовых таксонов диатомовых водорослей возникла необходимость в систематизации расположения ареол на створках. На основании литературных данных и наших наблюдений нами выделены три типа расположения ареол на створках у пеннатных диатомей: поперечный, продольный, взаимопересекающийся. В основу выделения этих типов был положен характер расположения ареол в штрихе относительно продольной и поперечной осей створок.

Поперечный тип. Этот тип характеризуется расположением рядов ареол перпендикулярно по отношению к осевому полю створки (многие представители порядка *Araphales*) или шву (большинство представителей порядка *Diraphales*, а также *Monoraphales*). Ареолы при этом размещаются по обе стороны от них, а если последние структуры отсутствуют или смещены к одному из краев, как, например, у родов *Amphora*, *Nitzschia* и *Surirella*, то они располагаются поперек всей поверхности створки. Этот тип чрезвычайно распространен и характерен для большинства родов. В типе выделяются три подтипа штрихов: однорядный, двурядный и многорядный.

У представителей однорядного подтипа ареолы расположены в желобках в один ряд. Желобки часто бывают не выраженными с наружной поверхности створки, а ареолы, составляющие штрихи, имеют различную форму наружного отверстия (рис. 1, *1—3*), которая может быть округлой — *Licmophora gracilis* (Ehr.) Grun. var. *gracilis*, *Cocconeis clandestina* A. S., *Striatella delicatula* (Kütz.) Grun., *Mastogloia angulata* Lewis, *M. binotata* (Grun.) Cl., *M. cribrosa* Grun., *Nitzschia sigma* и др. (рис. 2, *1—3*, *9* — см. вклейку); почти квадратной — *Achnanthes brevipes* Ag., *Mastogloia pulchella* Cl., *Plagiogramma atomus* Grev., *Protoraphis atlantica* Gibson (рис. 3, *4* — см. вклейку); вытянутой вдоль створки (линеолированные штрихи), как, например, у многих видов рода *Navicula*: *N. directa* W. Sm., *N. cincta* (Ehr.) Kütz., *N. ramosissima* Ag., *N. gracilis* Ehr., *N. peregrina* Ehr., *N. subagnita* Pr.-Lavr., *N. pennata* Mer. var. *pontica* и др. (рис. 2, *4*, *5*, *7*, *10*), а также у представителей рода *Proschkinia* Kar., или вытянутой поперек створки (штриховые) — *Cocconeis pediculus* Ehr., *C. placentula* Ehr., *Diploneis weissflogii* A. S., *Mastogloia emarginata* Hust., *Amphora costata* W. Sm., *A. acuta* Greg. и многие другие (рис. 2, *6*, *8*). Однорядное расположение ареол наиболее распространено, оно характерно для многих представителей семейств *Fragilariaceae*, *Naviculaceae*, *Nitzschiaceae*. К этому подтипу мы относим и представителей рода *Pinnularia* Ehr., у которых ряды вытянутых в поперечном направлении альвеол расположены по обе стороны шва.

В свою очередь ряды ареол или альвеол, т. е. штрихи, располагаются на створке в определенном направлении. Они могут быть параллельными, радиальными или конвергентными (рис. 1, *1—5*). Подобная схема расположения штрихов на створке была дана N. Hendey и другими исследователями (Hendey, 1964, fig. 2, *24—32*; «Диатомовые водоросли СССР», 1974, табл. IV, *19—25*).

Двурядный подтип характеризуется штрихами с расположением ареол в два ряда. Двойные ряды также могут располагаться в желобках, но плохо выраженных с внешней поверхности створки. Этот подтип менее распространен среди диатомовых водорослей, чем предыдущий. В подтипе следует выделять двурядно-прямой и двурядно-косой варианты расположения ареол. В двурядно-прямом варианте две соседние ареолы из одного и другого рядов находятся друг против друга, что наблюдается у *Diploneis parca* (A. S.) Boyer, *Amphora exiqua* Greg., *A. eunotia* Cl. (Montgomery, Miller, 1978). Если мысленно соединить

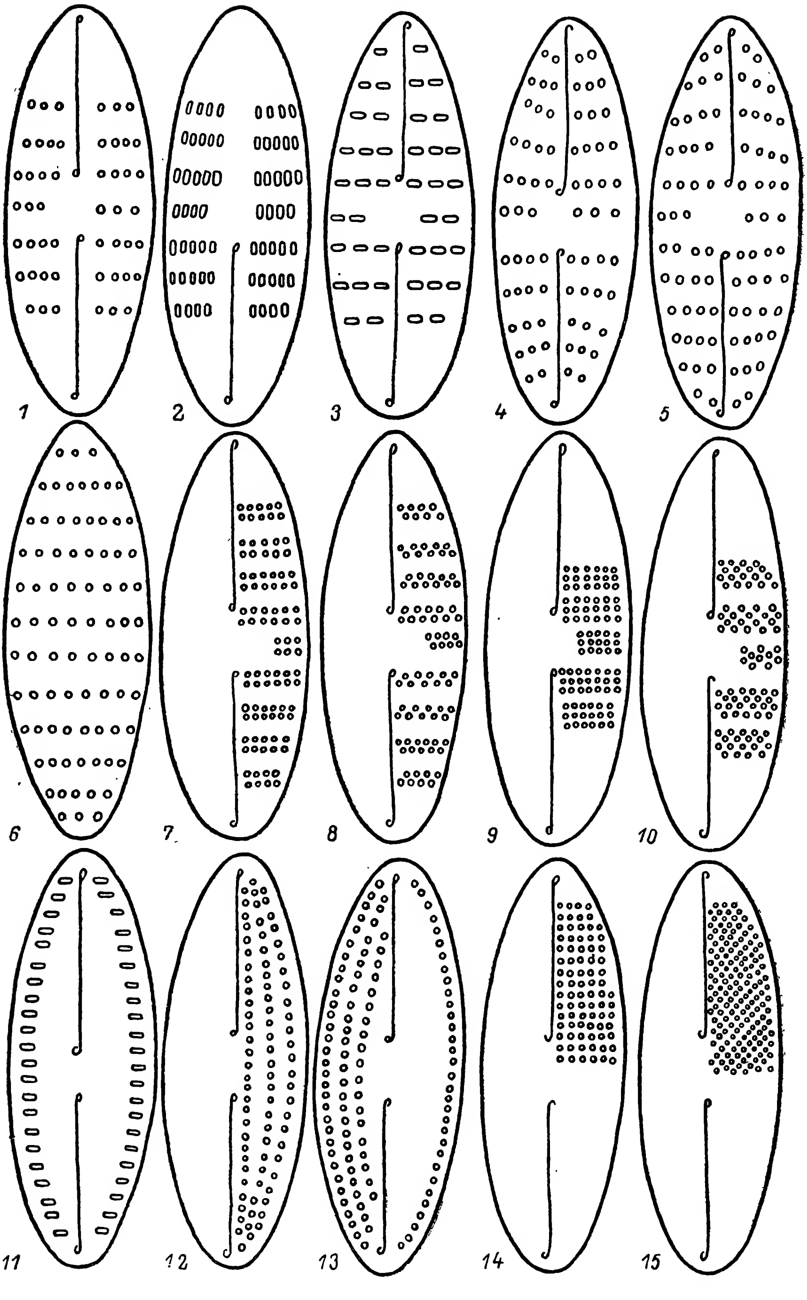


Рис. 1. Схема расположения ареол в штрихах на створках пеннатных диатомовых водорослей.

1—10 — поперечный тип (*1*, *4—10* — ареолы округлые; *2* — вытянутые вдоль створки (линеолированные); *3* — вытянутые поперек створки (штриховые); *1—3* — ряды ареол параллельные; *4* — радиальные; *5* — конвергентные; *6* — расположение рядов ареол поперек всей створки; *7—8* — двурядный подтип расположения (прямой и косой варианты); *9*, *10* — многорядный подтип); *11—13* — продольный тип (*11* — ареолы, вытянутые в поперечном направлении, образуют один продольный ряд; *12*, *13* — округлые, много продольных рядов); *14*, *15* — взаимопересекающийся тип (*14* — подтип прямопересекающийся, *15* — косопересекающийся).

их прямой, последняя оказывается более или менее параллельной краю или продольной оси створки (рис. 1, *7*; 2, *11*). В двурядно-косом варианте ареолы располагаются в шахматном порядке, при этом прямая, соединяющая две соседние ареолы двурядного комплекса, направлена под углом к краю или продольной оси створки (например, у *Navicula* sp. — рис. 1, *8*; 2, *12*, *13*). Такой вариант встречается у *Synedra ulna* (Nitzsch) Ehr., *Achnanthes lapidosa* var. *lanceolata* Hust., *Diploneis smithii* (Bréb.) Cl., *D. gemmatula* (Grun.) Cl., *D. cra-*

bro Ehr., *Fragilariopsis kerguelensis* (O. Meara) Hust., *Achnanthes hauckiana* Grun., *Epithemia turgida* (Kütz.) Cl., *Nitzschia turgidula* Hust., *N. heimii* Manguin, *N. costulata* Mich. и у других видов, а также у представителей рода *Simonsenia* Lange-Bertalot. Это по сравнению с предыдущим более часто встречающийся вариант.

Многорядный подтип характеризуется наличием более двух рядов ареол внутри каждого желоба, которые разделяются между собой сравнительно одинаковыми гладкими участками, или ребрами. Этот подтип известен у *Podocystis adriatica* Kütz., *Cocconeis pinnata* Greg., *Achnanthes longipes* Ag., *Caloneis excentrica* (Grun.) Boyer, *Epithemia zebra* (Ehr.) Kütz., *Nitzschia apiculata* (Greg.) Grun., *Campylodiscus decorus* Bréb., *C. clevei* Perag., а также у представителей рода *Diatoma* D. T. и некоторых других родов. Ареолы в этом случае располагаются обычно в косоперекрещивающихся (редко в прямых) рядах (рис. 1, *9*, *10*; 3, *5—7*). Участки, разделяющие комплексы из рядов ареол, представляют собой утолщения в стенке панциря, но не выдающиеся внутрь, как ребра, хотя у родов *Epithemia* Bréb., *Rhopalodia* O. Müll. и некоторых видов рода *Nitzschia* Hass. известны настоящие ребра.

Продольный тип. Для этого типа характерно расположение рядов ареол вдоль продольной оси или края створки с частой локализацией их в углублениях, имеющихся как с внутренней, так и с наружной сторон створок. В этих углублениях, которые имеют вид желобков, или на сравнительно ровной поверхности ареолы формируются только в один ряд (рис. 1, *11—13*). Но таких продольных рядов на створке может быть от одного (рис. 1, *11*) до многих (рис. 1, *12*, *13*). Форма ареол, составляющих ряды, различна и меняется от округлой до вытянутой в поперечном направлении (рис. 1, *11*, *13*). Этот тип часто встречается у представителей рода *Mastogloia*: *M. erythraea* Grun., *M. subaffirmata* Hust., *M. undulata* Grun., *M. corsicana* Grun., *M. cyclops* Voigt, *Gomphonema domniciae* Gusl. (рис. 3, *8*), реже — у представителей других родов.

Взаимопересекающийся тип. Этому типу присущи ряды ареол прямо- или косопересекающиеся друг с другом. Этот тип характерен в основном для двух родов: *Gyrosigma* Hass. и *Pleurosigma* W. Sm. В нем выделяются два подтипа: прямопересекающийся и косопересекающийся.

В прямопересекающемся подтипе ряды ареол пересекаются под прямым углом по отношению друг к другу (рис. 1, *14*). Помимо рода *Gyrosigma*, он встречается у рода *Frustulia* Ag. и у некоторых видов из других родов — *Mastogloia paradoxa* Grun., *Navicula crucigera* W. Sm., *N. cuspidata* Kütz.

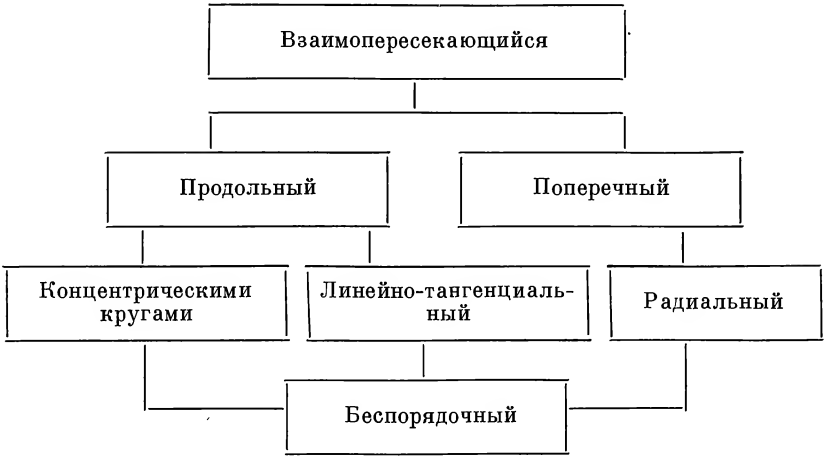
В косопересекающемся подтипе ряды ареол пересекаются в трех направлениях: в поперечном и двух косых под наклонным углом друг к другу (рис. 1, *15*; 3, *9*). Такой подтип характерен для видов рода *Pleurosigma* и отмечается у одного вида из рода *Nitzschia* — *N. termalis* Kütz.

Вполне допустимо, что этим не исчерпывается число подтипов и вариантов расположения ареол в штрихах у пеннатных диатомовых водорослей. По мере дальнейшего накопления данных разнообразие их, возможно, будет увеличиваться, в то время как число типов расположения ареол у пеннатных диатомей, на наш взгляд, уже определено. Предлагаемую классификацию типов в настоящее время вполне целесообразно использовать в систематике диатомовых водорослей, а отчасти и в их филогении.

Наиболее часто встречающийся тип у пеннатных диатомей — это поперечный тип расположения ареол в штрихах. Он же и более древний. При изменении формы створки от круглой с радиальным расположением ареол, к вытянутой, а также с изменением стенок панциря (утолщение стенок, возникновение ребер, ложбинок и пр.) происходило изменение и в расположении ареол на створках. Радиальный тип расположения ареол при вытягивании створки превращался, по-видимому, в поперечный.

Продольный тип мог возникнуть из концентрического или тангенциального типа, свойственного центрическим диатомеям, который менялся с удлинением формы створки. В дальнейшем развитие шло через поперечный и продольный типы к взаимопересекающемуся (см. схему).

Возможное развитие типов расположения ареол на створках диатомовых водорослей



ЛИТЕРАТУРА

Диатомовые водоросли СССР. Современные и ископаемые. (1974). Л., Наука. — Караева Н. И. (1981). Исследование диатомей Каспийского моря в сканирующем электронном микроскопе. II. Роды *Epithemia*, *Rhopalodia*. Бот. ж., 66, 4. — Предложения для стандартизации терминологии и диагнозов по диатомовым водорослям. (1977). Бот. ж., 62, 2.— Hendey N. I. (1964). An introductory account of the smaller algae of British coastal waters. V. *Bacillariophyceae* (Diatoms). London. — Montgomery R. T., Miller W. I. (1978). A taxonomic study of Florida Keys benthic diatoms based on scanning electron microscopy. In: Montgomery R. T. Environmental and ecological studies of the diatom communities associated with the coral reefs of the Florida Keys. II. Philosoph. diss. Florida State Univ. — Ross R., Cox E. J., Karayeva N. I., Mann D. G., Paddock T. B., Simonsen R., Sims P. A. (1979). An amended terminology for the siliceous components of the diatom cell. Nova Hedw. Beih., 64.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград,
Одесский государственный университет
им. И. И. Мечникова.

Получено 19 VI 1981.

УДК 582.542.1 : 581.9

В. Д. Лопатин

О САМОМ СЕВЕРНОМ МЕСТОПРОИЗРАСТАНИИ *ZIZANIA LATIFOLIA (POACEAE)*

V. D. LOPATIN. ON THE NORTHERNMOST HABITAT OF *ZIZANIA LATIFOLIA* (*POACEAE*)

Описывается состояние зарослей *Zizania latifolia* на самом северном местопроизрастании через 19 лет после посадки. Жизненность ее хорошая, площадь зарослей несколько увеличилась. Однако семенное размножение отсутствует, энергия вегетативного размножения резко снижена. В последние годы наблюдается постепенное вытеснение цицании аборигенной растительностью.

В 1962 г. *Zizania latifolia* была интродуцирована в Карелию, что на 12° севернее северной границы ее естественного ареала. Через 19 лет на двух участках несколько расширилась первоначальная площадь посадки. Тем не менее из-за отсутствия семенного возобновления и ослабленной энергии вегетативного размножения наметилась тенденция вытеснения ее аборигенной растительностью.

Естественный ареал цицании широколистной *Zizania latifolia* (Griseb.) Stapf (маньчжурская тускарора, многолетний дикий рис, дальневосточный дикий рис), согласно Р. Ю. Рожевицу (1937), охватывает в Восточной Сибири поймы р. Шилки и притоков р. Аргуни, на Дальнем Востоке — рек Уссури и Амура. За пределами СССР встречается по всей Восточной Азии от 20 до 52° с. ш., но главным образом — в Китае, где цицания широколистная является с давних пор культурным видом (Козлов, 1926; Рожевиц, 1937; Кузнецов, Сагалович, 1959).

За пределами естественного ареала она выращивается любителями в странах Западной Европы (Рожевиц, 1937). В послевоенные годы цицания широколистная интенсивно интродуцировалась как в азиатской (Копылова, 1954; Нельдушкин, 1954; Галкина, 1961, и др.), так и особенно в европейской частях СССР (Исакова, Краснова, 1955; Исакова и др., 1957; Розанов, 1956; Столяров, 1962, 1968; Лопатин, 1966; Цвелев, 1976, и др.). В последней она впервые была высажена лесоводом Лисовским в лиман в плавнях р. Кубани в 1934 г., где образовала обширные заросли. Посадочный материал (15 отрезков корневищ) он привез из Спасского р-на Приморского края (Лопатин, 1951; Розанов, 1956). Дальнейшее расселение цицании широколистной шло главным образом из этого лимана. Непосредственно с Дальнего Востока посадочный материал был получен Ботаническим институтом им. В. Л. Комарова АН СССР и биостанцией Борок (Рыбинское водохранилище).

В практическом отношении цицания широколистная может использоваться при заготовке сена и силоса как хороший корм для домашних животных. Ее посадки применяют с целью повышения продуктивности охотничьих угодий. Урожайность цицании широколистной весьма значительна — до 60 ц/га сена (Исакова, Краснова, 1955), а на юге (плавни р. Кубани) — до 89 ц/га (Столяров, 1962). Агротехника возделывания и уборки этого растения хорошо разработана (Столяров, 1962, 1968).

Самые северные посадки цицании широколистной были успешно проведены в Ленинградской обл., в пределах южнотаежной подзоны (Столяров, 1962; Цвелев, 1976). Здесь она хорошо разрослась и через 2—3 года образовала сплошные и сомкнутые заросли. Однако генеративное размножение было весьма ограниченным. Завязывались и созревали лишь единичные семена, и не каждый год. Очевидно, это связано с тем, что цицания широколистная — теплолюбивое растение, минимальная температура для ее роста 12 °С (Исакова, Краснова, 1957), т. е. значительно выше, чем для растений таежной зоны. Нам представлялось весьма интересным продвинуть теплолюбивую цицанию широколистную еще севернее — в среднетаежную подзону, до 62° с. ш., что на 12° севернее северной границы ее естественного ареала. С этой целью в 1962 г. она была интродуцирована в Карелию. Место посадки — Кирпичная губа в северной части Кончозера, близ дер. Западная Кондопожского р-на Карельской АССР. Посадочный материал был привезен с Учинского водохранилища, находящегося близ г. Москвы, где в свою очередь цицания широколистная была посажена зелеными побегами, взятыми из лимана Борового в 1960 г. (Столяров, 1962).

Для посадки цицании широколистной были выбраны три участка: 1-й — на северо-восточном берегу Кирпичной губы, 2-й — на юго-западном берегу во внутренней части бухты и 3-й — на этом же берегу, но значительно ближе к открытой части озера. Посадка была проведена 4 VII 1962 целыми побегами. Поскольку корни имели повреждения, листья были на $^1/_3$ обрезаны. На 1-м участке площадью 208 м^2 высажен 81 побег в три ряда параллельно берегу и с расстоянием между рядами и в рядах 2 м. Глубина воды у первого от берега ряда — 30, у третьего — 90 см. Дно твердое, глинистое. Место посадки открытое в сторону озера. При южном и юго-западном ветрах наблюдается сильный прибой волн. 2-й участок имеет грунт вязкий, илистый и защищен от ветра и волнения, так как находится в глубине бухты. На площади 110 м^2 было посажено 57 побегов в два ряда. Глубина воды у первого ряда 40, у второго — 90 см. На 3-м участке было посажено 11 растений в один ряд на глубине 70—80 см. Этот участок имеет вязкое, илистое дно, но расположен ближе к открытой части озера. Волнение здесь больше, чем на втором участке, но значительно меньше по сравнению с первым.

Условия для посадки в Кончозере в 1962 г. были особенно благоприятны, так как уровень воды год назад был искусственно понижен на 1.5 м и мелководья, прилегающие к берегам, оказались свободными от аборигенной растительности.

Через полтора месяца (13 августа) на первом участке сохранилось 68 побегов (84%), на втором — 46 (81%), на третьем — 10 (91%). Осенью (17 октября) на 1-м участке растения были угнетены, все листья пожелтели. На других участках все растения хорошо прижились и дали новые зеленые листья. На следующий год (1 VIII 1963) на 1-м участке сохранилось 47 кустов (58%), причем растения были явно угнетены, высота их около 60 см. На 2-м участке отмечено 60 кустов (105%), высота растений 130—150 см. Состояние их было удовлетворительным. На 3-м участке было уже 19 кустов (170%), их высота 150 см.

В 1964 г., т. е. на третий год после посадки, наблюдалось следующее. 22 июня вышли из-под воды листья. Сомкнутость растений местами доходила до 100%. Высота побегов 22 июня — 50, 6 июля — уже 120, 4 августа — 130—190 см. К этому времени уровень воды понизился и половина кустов оказалась на берегу. У кустов было много пожелтевших листьев, в том числе и у стоящих в воде. Но наиболее темно-зеленые кусты желтых листьев не имели. Лучше всех росли особи в местах с наибольшей глубиной воды, от них отпочковались новые кусты, «ушедшие» на 1—1.5 м в сторону открытого озера. Больше всего новых кустов появилось на 3-м участке. Однако и здесь встречались пожелтевшие листья, хотя их было значительно меньше, чем на других участках. 11 августа по наблюдениям на 2-м участке у двух генеративных побегов был отмечен выход метелки из трубки. 18 сентября наблюдалось полное цветение. Часть побегов отцвела, но завязей не было. Высота растений 220 см. В этом возрасте на Учинском водохранилище посадка цицании широколистной оказалась полностью сомкнутой.

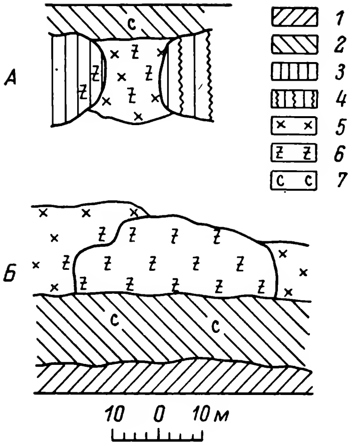
На четвертый год жизни (1965 г.) сомкнутость травостоя на 2-м и 3-м участках достигла 70%. 31 августа началось массовое цветение. На наиболее удаленных от берега растениях метелки полностью вышли из трубки. 16 октября кусты на суше (на почве, не покрытой водой) на 70% пожелтели, а растущие в воде пожелтели значительно меньше. Цветущих побегов в 1965 г. было меньше, чем год назад. Завязавшихся зерен не было. Высота растений 200—220 см.

На 8-й год жизни (1969 г.) в посадки цицании широколистной стали внедряться аборигенные растения. По всей площади отмечался *Nuphar lutea*, кое-где с краев появились единичные экземпляры *Scolochloa festucacea*, *Equisetum fluviatile*, *Phragmites australis*. За 9 лет после искусственного понижения уровня озера примыкающие к берегам мелководья полностью заросли сомкнутой местной прибрежно-водной растительностью. В 1971 г. (10-й год после посадки) сомкнутость зарослей цицании широколистной стала меньше, чем 5 лет назад, и только на 3-м участке достигала 70%. В этот и во все последующие годы уже в июле появлялись пожелтевшие листья, число которых к сентябрю доходило до 20%. Такое явление на Учинском водохранилище не наблюдалось. Причины пожелтения листьев не установлены. Видимых повреждений на них не обнаружено. Высота растений во все годы наблюдений колебалась незначительно — от 200 до 230 см. Образование новых побегов в кустах по сравнению с растениями более южных районов значительно меньше. В Волгоградской обл. (Карповское водохранилище) в одном кусте за один год образовалось до 50 побегов и более 100 корневищ (Розанов, 1956), в Учинском водохранилище Московской обл. — до 18 побегов (собственные данные), на Кончозере от одного куста отходило по 2—3 корневища и насчитывалось максимум 4 побега. Таким образом, в более северном местопроизрастании у цицании широколистной «энергия» вегетативного размножения резко уменьшается, а семенное возобновление отсутствует вовсе.

Последнее обследование состояния зарослей цицании широколистной было проведено на 19-й год после посадки, в 1980 г. На 1-м участке растения сохранились хуже, чем на других. Здесь на цицанию широколистную наступает с одной стороны сплошная заросль тростника, с другой — камыша, а в центре — много хвоща (см. рисунок). Среди последнего возвышаются (на 30—40 см) единичные особи цицании широколистной. Тем не менее высота ее обычная (200—230 см) и общий вид хороший. Глубина воды 100—130 см. Среди камыша также

План зарослей *Zizania latifolia* по данным 1980 г.

Участки: *А* — 1-й, *Б* — 2-й; *1* — *Carex acuta*, *2* — *C. rostrata*, *3* — *Scirpus lacustris*, *4* — *Phragmites australis*, *5* — *Equisetum fluviatile*, *6* — *Zizania latifolia*, *7* — *Cicuta virosa*.



имеются отдельные растения цицании широколистной, но они угнетены, а камыш выше ее на 40—50 см. Есть несколько кустов и у самого берега среди осок, но они еще более угнетены. Общая площадь заросли по сравнению с первоначальной сократилась на 60%, здесь было высажено 81 растение, сохранилось 32.

На 2-м участке площадь заросли цицании широколистной увеличилась в 3.5 раза по сравнению с первоначальной. Она отделена от берега полосой из осок. В части зарослей осок, примыкающей к цицании, где их сомкнутость меньше, появляется *Cicuta virosa*. В центре заросли цицании других видов высших растений нет, хотя сомкнутость ее не превышает 50%. С двух сторон к посадке цицании примыкают сплошные заросли хвоща, которые частично охватывают цицанию со стороны озера (см. рисунок). Однако бо́льшая часть заросли непосредственно граничит с открытой водной поверхностью, где в толще воды растет преимущественно *Myriophyllum verticillatum*.

Площадь 3-го участка увеличилась в 10 раз, причем главным образом в сторону открытого озера и к югу, где заросли хвоща разрежены и в них возвышаются единичные особи цицании широколистной.

Жизненность особей цицании на 2-м и 3-м участках хорошая. Уже 22 июля высота растений достигала 200—250 см. К 19 сентября растения полностью выкинули метелки. На втором участке насчитывалось более 100 цветущих экземпляров, а часть из них уже отцвела. Семена не обнаружены. Много пожелтевших листьев. Максимальное число побегов в одном кусте — 4.

Таким образом, хотя цицания широколистная существует на самом северном месте своего произрастания уже 19 лет и даже на двух из трех участков расширила первоначальную площадь посадки, тем не менее намечается определенная тенденция вытеснения ее аборигенной растительностью. Очевидно, основными причинами этого являются отсутствие семенного возобновления и слабая энергия вегетативного размножения.

ЛИТЕРАТУРА

Галкина Н. В. (1964). Опыт разведения водяного многолетнего риса (*Zizania latifolia*) в водоемах Ташкентской области. Узб. биол. ж., 1. — Исакова А. А., Анискина З. Н., Макулова Е. В. (1957). Некоторые особенности видов дикого риса, культивируемые в Костромской области. Тр. Костром. с.-х. инст., 1. — Исакова А. А., Краснова Е. М. (1955). Водяной рис в Костромской области. Костром. кн. изд. — Исакова А. А., Краснова Е. М. (1957). К вопросу об азотном питании теплолюбивых культур в зависимости от температуры. Тр. Костром. с.-х. инст., 1. — Козлов И. (1926). Манчжурская тускарора или цицания широколистная (*Zizania latifolia* Turcz.). Вестн. Манчжурии, 6. Харбин. — Копылова А. А. (1954). Опыт культуры дальневосточного риса. Природа, 11. — Кузнецов А. В., Сагалович Е. Н. (1959). Овощеводство в Китае. М., Сельхозгиз. — Лопатин В. Д. (1951). Водяной рис. Л., Изд. ЛГУ. — Лопатин В. Д. (1966). Опыт акклиматизации многолетнего водяного риса в Карелии. В кн.: Новые силосные растения. Сыктывкар, Изд. Коми филиала АН СССР. — Нельдушкин Н. (1954). Испытание дальневосточного риса в качестве кормового растения Иркутской области. Животноводство, 10. — Рожевиц Р. Ю. (1937). Злаки. Л., Сельхозгиз. — Розанов М. П. (1956). Использование мелководий водохранилищ для сельского хозяйства. М., Изд. Мин. электростанций. — Столяров С. С. (1962). Выращивание дальневосточного многолетнего риса. Животноводство, 6. — Столяров С. С. (1968). Выращивание кормового дальневосточного риса на мелководьях. Животноводство, 4. — Цвелев Н. Н. (1976). Злаки СССР. Л., Наука.

Институт биологии
Карельского филиала АН СССР,
Петрозаводск.

Получено 1 VI 1981.

УДК 581.2 : 582.998

В. Г. Сергиенко

О ТЕРАТОЛОГИИ СОЦВЕТИЯ *LEUCANTHEMUM VULGARE* (*ASTERACEAE*)

V. G. SERGIENKO. ON THE TERATOLOGY OF INFLORESCENCE IN *LEUCANTHEMUM VULGARE* (*ASTERACEAE*)

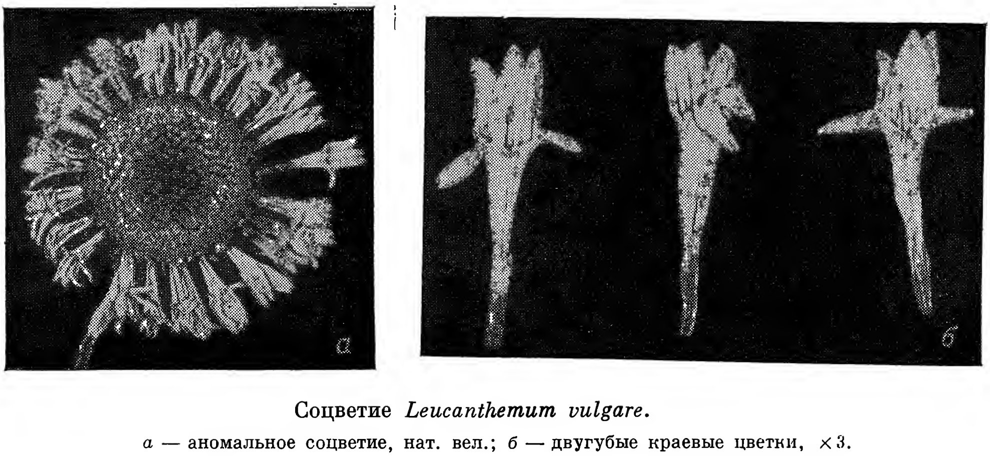
Описан случай аномального строения соцветия *Leucanthemum vulgare*, у которого краевые цветки имеют двугубый венчик, являющийся переходным типом от трубчатых к язычковым.

Нередко в ботанической литературе можно найти сообщения о строении аномальных цветков у различных семейств растений, как, например, у *Fumariaceae*, *Lamiaceae* и других (Работягов, 1980; Михайлова, 1981). Наиболее часто аномальное строение соцветий и другие отклонения описываются у представителей высокоорганизованного сем. *Asteraceae* (Быстров, 1924; Фаворский, 1926; Федоров, 1950; Тамберг, 1953; Иванова, 1967).

Представители сем. *Asteraceae* — наиболее крупного из двудольных растений — имеют цветки пятерного плана строения с видоизмененной чашечкой. Эти цветки собраны в соцветие-корзинку и варьируют от актиноморфных (трубчатых) до зигоморфных (язычковых, ложноязычковых, двугубых и воронковидных) с многочисленными переходами между ними (Буш, 1959; Кирпичников, 1981).

Род *Leucanthemum* Mill. относится к трибе *Anthemideae*, включаемой в подсем. *Asteroideae.* Для этого рода характерны корзинки, которые имеют в ее центральной части актиноморфные трубчатые обоеполые цветки, а по краю — один ряд зигоморфных ложноязычковых пестичных цветков с тремя зубцами (Кирпичников, 1981). В литературе описывались случаи утери язычковых цветков и образования «дискоидных форм», все цветки в такой корзинке трубчатые. Известен и другой крайний случай — трубчатые цветки почти все превратились в язычковые, что приводит к образованию махровых соцветий (Федоров, 1958; Тутаюк, 1960).

Для большого числа родов сем. *Asteraceae* (*Taraxacum*, *Tragopogon*, *Pyrethrum*, *Bidens*, *Inula*, *Aster*, *Senecio* и др.) известны случаи, когда корзинка имеет одни трубчатые цветки, но разные по размерам (Дмитриева, 1905; Быстров, 1924; Рагимов, 1947; Савченко, 1952). На месте одного ряда язычковых или ложноязычковых цветков имеются увеличенные трубчатые цветки. Экземпляр *Leucanthemum vulgare* Lam., собранный нами в 1971 г. в Борисовском р-не, в учлесхозе «Лес на Ворскле» Белгородской обл., имеет почти такое же строение корзинки, но отличается тем, что краевые цветки слегка зигоморфны и являются двугубыми: одна из губ с тремя зубчиками, а другая — с двумя.



Соцветие *Leucanthemum vulgare*.

а — аномальное соцветие, нат. вел.; *б* — двугубые краевые цветки, ×3.

В отличие от ложноязычковых эти цветки являются обоеполыми. Срединные же цветки представлены, как и в обычной корзинке, актиноморфными трубчатыми цветками (см. рисунок).

Описываемый нами случай аномалии в строении соцветия *L. vulgare* с двугубыми краевыми цветками, переходными от трубчатых к ложноязычковым, имеет определенное значение для систематики и филогении сем. *Asteraceae*. Изучение аномального строения цветков позволяет понять пути формирования соцветий не только у представителей такого высокоорганизованного семейства, как *Asteraceae*, но и у других семейств (Козо-Полянский, 1937; Федоров, 1950; Тахтаджян, 1954).

ЛИТЕРАТУРА

Быстров А. А. (1924). Об уродливости у одуванчика. Тр. Лен. общ. естествоисп., 47, 3. — Буш Н. А. (1959). Систематика высших растений. М., Учпедгиз. — Дмитриева А. М. (1905). Об уродливости цветков *Tragopogon pratensis*. Изв. Петерб. бот. сада, 5, 2. — Иванова Л. М. (1967). О фасциации *Leucanthemum vulgare* Lam. Бюл. Гл. бот. сада АН СССР, 65. — Кирпичников М. Э. (1981). Порядок сложноцветные (*Asterales*). В кн.: Жизнь растений, 5, 2. М., Просвещение. — Козо-Полянский Б. М. (1937). Тератология цветка и новые вопросы его теории. Сов. бот., 6. — Михайлова М. А. (1981). О тератологии цветков *Corydalis popovii* (*Fumariaceae*). Бот. ж., 66, 8. — Работягов В. Д. (1980). Аномалия цветка и соцветия *Lavandula vera* DC. (*Lamiaceae*). Бот. ж., 65, 2. — Рагимов М. (1947). Случай аномалии у *Pyrethrum carneum* M.B. ДАН АзССР, 3, 8. — Савченко М. И. (1952). О некоторых морфологических особенностях развития соцветия сложноцветных (на примере видов рода *Taraxacum* L.). Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 7, 3. — Тамберг Т. Г. (1953). Видоизменения в соцветиях нивяника. Бюл. Гл. бот. сада АН СССР, 16. — Тахтаджян А. Л. (1954). Вопросы эволюционной морфологии растений. Л., Изд. АН СССР. — Тутаюк В. Х. (1960). Строение махровых цветков. Баку, Изд. АН АзССР. — Фаворский М. В. (1926). Новая форма *Anthemis arvensis* L. Зап. Киев. общ. естествоисп., 27, 1. — Федоров Ал. А. (1950). Аномалии у некоторых сложноцветных и их значение для понимания путей формирования соцветий сем. *Compositae*. Бот. ж., 35, 2. — Федоров Ал. А. (1958). Тератогенез и его значение для формо- и видообразования у растений. В кн.: Проблемы вида в ботанике, 1. М.; Л., Изд. АН СССР.

Ленинградский государственный университет.

Получено 7 I 1982.

НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 005 : 576.16 : 582.594.2

Л. В. Аверьянов

НОВЫЕ ВИДЫ РОДА *DACTYLORHIZA (ORCHIDACEAE)* ИЗ СРЕДНЕЙ АЗИИ И С КАВКАЗА

L. V. AVERYANOV. NEW SPECIES OF THE GENUS *DACTYLORHIZA* (*ORCHIDACEAE*) FROM CENTRAL ASIA AND THE CAUCASUS

Описываются четыре новых для науки вида рода *Dactylorhiza* с территории СССР. Приводятся сведения об их экологии, фенологии и распространении.

При просмотре обширного гербарного материала по роду *Dactylorhiza* Nevski, хранящегося в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (LE), выявлены новые для науки виды этого рода, которые описываются ниже. Два из них были выделены в Гербарии и намечены к описанию еще Е. Г. Черняковской, специально занимавшейся обработкой орхидных Средней Азии.

Dactylorhiza baldshuanica Czerniak. sp. nov. — Planta robusta. Caulis (30) 40—80 cm alt., basi ad 1.5 cm crass., tuberibus amplis palmatis compressis. Folia infima squamiformia in numero 1—3, superiora evoluta in numero 6—9, distantia, anguste lanceolata, lanceolata vel late lanceolata, 12—25 cm lg. et ad 4 cm lt., infra medium latissima, apicem versus sensim angustata, immaculata; folia suprema distantia, bracteiformia, inflorescentiae basin attingentia. Bracteae herbaceae, anguste lanceolatae, cuneiformes, apicem versus sensim angustatae acutata, floribus inferioribus breviores vel paulo superantes. Inflorescentia cylindrica, ad 20 cm lg., densa et multiflora. Flores mediocres, lilacini vel subviolacei; labellum ambitu orbiculare vel indistincte rhomboideum, lilacinum, maculis et striis atro-lilacinis, basi albidum, (7) 8—10 mm lg. et 8—10 (12) mm lt., trilobum vel indistincte trilobum, lobis obtuse rotundatis; calcar cylindricum, apice obtusiusculum, curvatum, basi 1—1.5 mm lt., 8—11 (12) mm lg. Fl. (V) VI.

Typus: «Iter Turkestanicum, Baldshuan, 3000′, V 1883, A. Regel» (LE).

Affinitas. A speciebus proximis *D. magna* (Czerniak.) Ikonn. et *D. umbrosa* (Kar. et Kir.) Nevski calcare tenuiore et labello saepe trilobo differt.

Растение крупное. Стебель (30) 40—80 см выс., до 1.5 см толщ. в основании, с широкими, пальчато-рассеченными, сплюснутыми с боков клубнями. Самые нижние листья чешуевидные, в числе 1—3; вполне развитые листья в числе 6—9, расставленные, узколанцетные, ланцетные или широколанцетные, 12—25 см дл. и до 4 см шир., ниже середины наиболее широкие, к верхушке постепенно суженные, без пятен; самые верхние листья расставленные, прицветниковидные, достигают основания соцветия. Прицветники травянистые, узколанцетные, клиновидные, к верхушке постепенно суженные, заостренные, короче нижних цветков, равны им или немного их превышают. Соцветие цилиндрическое, до 20 см дл., густое и многоцветковое. Цветки средней величины, лиловые, почти фиолетовые; губа в очертании округлая или неясно ромбическая, лиловая, с темно-лиловыми точками и полосками, в основании беловатая, (7) 8—10 мм дл. и 8—10 (12) мм шир., трехлопастная или неясно трехлопастная; доли губы туповато закругленные; шпорец цилиндрический, на верхушке туповатый, изогнутый, 1—1.5 мм толщ. в основании, 8—10 (12) мм дл. Цв. (V) VI.

Тип: «Туркестан, Бальджуан, 3000′, V 1883, А. Регель» (LE).

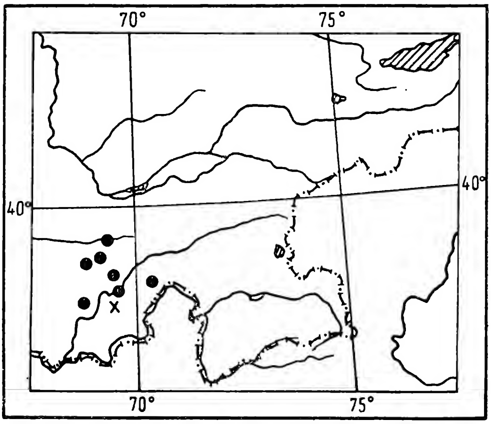


Рис. 1. Распространение *Dactylorhiza baldhuanica* в СССР (*крестиком* обозначен «locus classicus» вида).

Родство. От близких видов *D. magna* (Czerniak.) Ikonn. и *D. umbrosa* (Kar. et Kir.) Nevski отличается более тонким шпорцем и обычно трехлопастной губой.

Сырые луга и болота в нижнем поясе гор.

Вид распространен по южному макросклону Зеравшанского хребта, в долине р. Зеравшан, а также в горных районах Западного Таджикистана к востоку и юго-востоку от г. Душанбе (рис. 1) и, по-видимому, является эндемичным для Центрального Таджикистана.

Dactylorhiza kulikalonica Czerniak. sp. nov. — Planta gracillima. Tubera tenuia, paulo compressa, vulgo bi- vel tripartita, in radices sensim angustata. Caulis tenuis, prope inflorescentia basin ad 1—1.5 mm crass., erectus vel leviter flexuosus, (8) 10—20 cm alt. Folia infima squamiformia in numero 1—2, superiora evoluta in numero 2—3, a caule paulo patentia vel patentia, lanceolata, (4) 5—8 (10) cm lg. et 6—12 (20) mm lt., infra medium latissima, apicem versus angustata, apice acutata vel obtusiuscula, infima saepe carinata, interdum conduplicata, arcuatim curvata, immaculata; folia suprema in numero 1—2, bracteiformia, basin attingentia. Bracteae herbaceae anguste lanceolatae, cuneiformes apice acutatae, vulgo floribus inferioribus breviores. Inflorescentia pauciflora, laxa, breviter cylindrica vel capitata. Flores saepe in numero 5—10, mediocres, lilacini; labellum orbiculare vel oblongum, 5—6 (7) mm lg. et (4) 5—6 mm lt., lilacinum, punctis atro-lilacinis vel striis semicircularibus, integrum vel trilobum, lobo medio triangulariter attenuato, marginibus obscure crenulatis; calcar conicum, obtusiusculum, paulo curvatum, basi 1.5—2 mm lt., (4.5) 5—8 (10) mm lg. Fl. VI—VII. 2n=40.

Typus: «Iter Turkestanicum, Sarawschan—Gebiet : See Kul-i-Kalon zw. Kschtut et Fan, 10 000—11 000′, 22 VI—4 VII 1882, A. Regel» (LE).

Affinitas. A speciebus proximis *D. umbrosa* (Kar. et Kir.) Nevski, *D. knorringiana* (Kraenzl.) Ikonn. et *D. kafiriana* Renz plantae partibus omnibus minoribus, caule graciliore, foliis evolutis paucis (in numero 2—3), floribus minoribus et inflorescentia pauciflora laxa bene differt.

Растение маленькое. Клубни тонкие, немного сплюснутые, обычно дважды или трижды пальчато-рассеченные, очень постепенно суженные в корни. Стебель тонкий, близ основания соцветия до 1—1.5 мм толщ., прямостоячий или немного извилистый, (8) 10—20 см выс. Самые нижние листья чешуевидные, в числе 1—2, более верхние вполне развитые в числе 2—3, немного отклоненные или отклоненные от стебля, ланцетные, (4) 5—8 (10) см дл. и 6—12 (20) мм шир., ниже середины наиболее широкие, к верхушке постепенно суженные, на верхушке заостренные или туповатые, нижние часто килеватые, иногда вдоль сложенные, дуговидно изогнутые, без пятен; самые верхние листья в числе 1—2, прицветниковидные, достигающие основания соцветия. Прицветники травянистые, узколанцетные, клиновидные, на верхушке заостренные, обычно короче нижних цветков. Соцветие малоцветковое, рыхлое, короткоцилиндрическое или головчатое. Цветки часто в числе 5—10, средней величины, лиловые; губа округлая или продолговатая, 5—6 (7) мм дл. и (4) 5—6 мм шир., лиловая, с темно-лиловыми точками или полукруглыми линиями, цельная или трехлопастная, со средней долей треугольно оттянутой, по краю неясно мелко городчатая; шпорец конический, туповатый, немного согнутый, у основания 1.5—2 мм толщ., (4.5) 5—8 (10) мм дл. Цв. VI—VII. 2n=40.

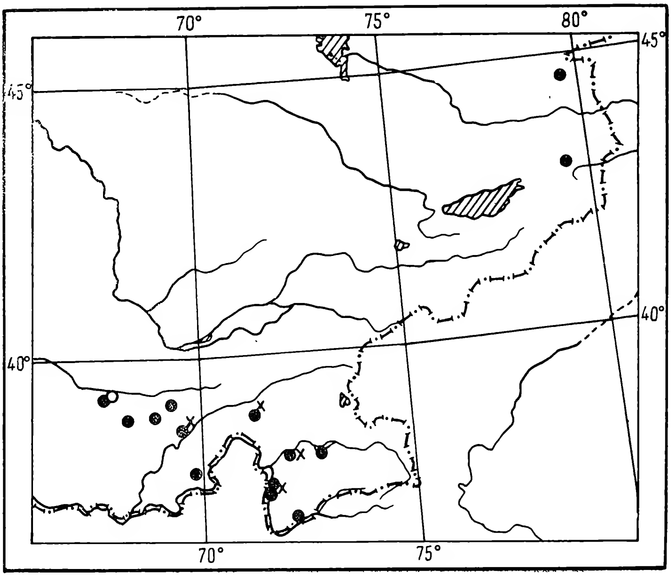


Рис. 2. Распространение *Dactylorhiza kulikalonica* в СССР (*светлым кружком* обозначен «locus classicus» вида, *крестиками* отмечены популяции *D. kulikalonica*, содержащие гибриды этого вида с близкими видами *D. umbrosa* и *D. knorringiana*).

Тип: «Туркестан, Зеравшан: оз. Кули-Калон между Каштутом и Фаном, 10 000—11 000′, 22 VI—4 VII 1882, А. Регель» (LE).

Родство. От близких видов *D. umbrosa* (Kar. et Kir.) Nevski, *D. knorringiana* (Kraenzl.) Ikonn. и *D. kafiriana* Renz хорошо отличается более мелкими размерами всех частей растения, более тонким стеблем, небольшим числом (2—3) вполне развитых листьев, более мелкими цветками и рыхлым малоцветковым соцветием.

Сырые лужайки и ключевые болотца в верхнем поясе гор (2200—4000 м над ур. м.).

Вид встречается на Зеравшанском хребте и прилегающих к нему с юга хребтах, в окрестностях Куляба и на Памире (рис. 2). Вероятно, изолированные местонахождения *D. kulikalonica* имеются на южном макросклоне Джунгарского Алатау и в верховьях р. Текеса. Вне СССР этот вид, по-видимому, встречается в северо-восточном Афганистане и в северном Пакистане, а также в западном Китае (хребты Джунгарский Алатау, Борохоро, Кетмень, Халыктау).

В местах контакта *D. kulikalonica* с популяциями видов *D. umbrosa* и *D. knorringiana* наблюдается интрогрессивная гибридизация, приводящая за счет возвратного скрещивания в отдельных случаях к полному поглощению *D. kulikalonica* более обычными видами (рис. 2).

Dactylorhiza czerniakowskae Aver. sp. nov. — Planta mediocris. Tubera palmata, compressa. Caulis erectum vel paulo flexuosum, 30—45 cm alt. Folia infima squamiformia in numero 1—3, superiora evoluta in numero 4—6, distantia, a caule paulo patentia vel patentia, (7) 10—15 cm lg. et 1.2—2.5 cm lt., lanceolata, prope medium vel supra medium latissima, apice obtusiuscula, infima interdum apice rotundata, immaculata; folia suprema bracteiformia, inflorescentiae basin vulgo non attingentia. Bracteae herbaceae, anguste lanceolatae, cuneiformes, apice acutatae, floribus inferioribus breviores, aequantes vel saepius 1.5—2-plo superantes. Inflorescentia laxa, saepe pauciflora. Flores lilacini, mediocres, infimi magis quam 1 cm distantes; labellum orbiculare vel orbiculari-oblongum, lilacinum, punctis et striis atro-lilacinis, 7—8 mm lg. et 6—8 (9) mm lt., integrum, obscure trilobum vel trilobum, lobis rotundatis; calcar cylindricum, obtusiusculum, saepe curvatum, basi 1.5—2.5 mm lt., (7) 8—11 (13) mm lg. Fl. VI—VII.

Typus: «Tadzhikistania, declive australe jugi Zerawschanici, ad ripas

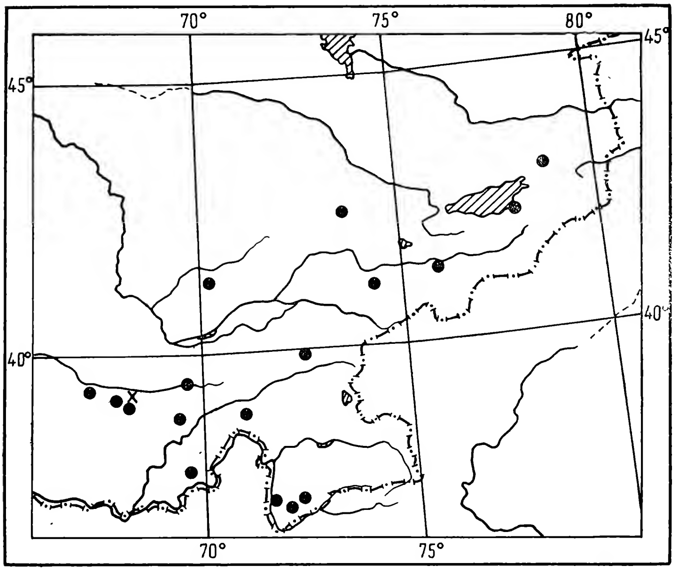


Рис. 3. Распространение *Dactylorhiza czerniakowskae* в СССР (*крестиком* обозначен «locus classicus» вида).

lacusculi silvatici ad septentriones a lac. Iskander-Kul, 29 VII 1960, № 2170, T. Egorova» (LE).

Affinitas. A speciebus proximis *D. umbrosa* (Kar. et Kir.) Nevski et *D. kafiriana* Renz inflorescentia laxiflora, foliis ad medium vel supra medium latissimis, supremis inflorescentiae basin non attingentibus valde differt.

Растение средней величины. Клубни пальчато-рассеченные, сплюснутые. Стебель прямостоячий или немного извилистый, 30—45 см выс. Самые нижние листья чешуевидные, в числе 1—3, вполне развитые листья в числе 4—6, расставленные, немного отклоненные или отклоненные от стебля, (7) 10—15 см дл. и 1.2—2.5 см шир., ланцетные, наиболее широкие близ середины или выше середины, на верхушке туповатые, нижние на верхушке иногда закругленные, без пятен; самые верхние листья прицветниковидные, обычно не достигают основания соцветия. Прицветники травянистые, узколанцетные, клиновидные, на верхушке заостренные, короче нижних цветков, равны им или чаще превышают их в 1.5—2 раза. Соцветие рыхлое, часто малоцветковое. Цветки лиловые, средней величины, нижние на 1 см и более расставленные; губа округлая или округло-продолговатая, лиловая, с темно-лиловыми точками и штрихами, 7—8 мм дл. и 6—8 (9) мм шир., цельная, неясно трехлопастная или трехлопастная с закругленными долями; шпорец цилиндрический, туповатый, часто изогнутый, в основании 1.5—2.5 мм толщ., (7) 8—11 (13) мм дл. Цв. VI—VII.

Тип: «Таджикистан, южный склон Зеравшанского хр., по берегам лесного озерка к северу от оз. Искандер-Куль, 29 VII 1960, № 2170, Т. Егорова» (LE).

Родство. От близких видов *D. umbrosa* (Kar. et Kir.) Nevski и *D. kafiriana* Renz хорошо отличается рыхлоцветковым соцветием, верхними листьями, не достигающими основания соцветия, и листьями, наиболее широкими в середине или выше середины.

Сырые луга и лесные поляны, берега водоемов в среднем поясе гор (2200—2800 м над ур. м.).

Вид довольно широко распространен в горах Средней Азии (рис. 3). Вне СССР *D. czerniakowskae* несомненно встречается в северо-восточном Афганистане, Северном Пакистане и, по-видимому, в горах северо-западного Китая. В пределах своего ареала этот вид легко гибридизирует с близким видом *D. umbrosa*.

Dactylorhiza ruprechtii Aver. sp. nov. — Planta pusilla. Tubera cylindrica, solum summa fine leviter palmata. Caulis 5—10 (12) cm alt. Folia infima squami-

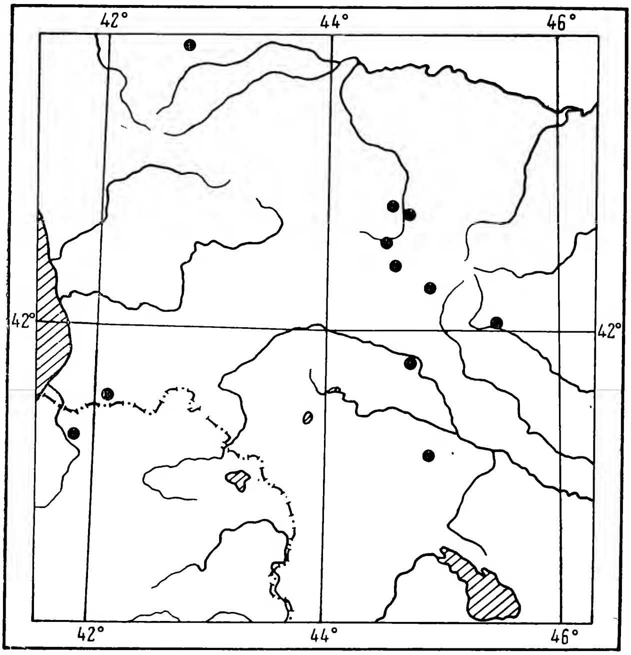


Рис. 4. Распространение *Dactylorhiza ruprechtii* в СССР и прилежащих районах Турции.

formia, in numero 2—3, superiora evoluta in numero 3—5 (8), prope caulis basin approximata, anguste lanceolata vel lanceolata, (0.2) 0.5—0.8 (1) cm lt., apice obtusiuscula vel rotundata, versus basin sensim angustata; folia suprema in numero 1—2, distantia, bracteiformia. Inflorescentia pauciflora, capitata vel breviter cylindrica. Flores flavi vel purpurei; labellum ambitu orbiculare, trilobum vel indistincte trilobum, 5—6 mm lg. et 5—8 mm lt.; calcar 7—8 mm lg., cylindricum, horizontaliter positum vel oblique sursum directum; perigonii phylla late lanceolata vel ovata, lateralia — inaequilateralia. Fl. IV—V.

Typus: «Caucasus, inter Wladikawkas et Tiflis, Kaischaur, 910 hexap., in pratis turfosis, 11 V 1861, Ruprecht» (LE).

Affinitas. A specie proxima *D. flavescens* (C. Koch) Holub plantae partibus omnibus minoribus et inflorescentia pauciflora capitata bene differt.

Растение маленькое. Клубни цилиндрические, лишь на самом конце пальчато-рассеченные. Стебель 5—10 (12) см выс. Самые нижние листья чешуевидные, в числе 2—3; вполне развитые листья в числе 3—5 (8), собраны в основании стебля, узколанцетные или ланцетные, (0.2) 0.5—0.8 (1) см шир., на верхушке туповатые или закругленные, к основанию постепенно суженные; самые верхние листья в числе 1—2, расставленные, прицветниковидные. Соцветие малоцветковое, головчатое или короткоцилиндрическое. Цветки желтые или пурпурные; губа в очертании округлая, трехлопастная или неясно трехлопастная, 5—6 мм дл. и 5—8 мм шир.; шпорец 7—8 мм дл., цилиндрический, расположенный горизонтально или косо вверх загнутый; листочки околоцветника широколанцетные или яйцевидные, боковые — неравнобокие. Цв. IV—V.

Тип: «Кавказ, между Владикавказом и Тифлисом, Кайшаур, около 1820 м над ур. м., на торфянистых лугах, 11 V 1861, Рупрехт» (LE).

Родство. От близкого вида *D. flavescens* (C. Koch) Holub отличается более мелкими размерами всех частей растения и малоцветковым головчатым соцветием.

На лугах и полянах у верхней границы леса.

В пределах СССР *D. ruprechtii* встречается в высокогорьях Центрального Кавказа и в юго-западной Грузии (рис. 4). Этот вид является высокогорным по сравнению с близким видом *D. flavescens* и в зоне контакта связан с ним переходными экземплярами гибридного происхождения. Его ареал значительно меньше ареала *D. flavescens*. Вне СССР *D. ruprechtii* встречается в северо-восточной Турции.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 7 VII 1982.

УДК 005 : 576.16 : 582.669.2

В. А. Шулц

НОВЫЙ ВИД РОДА *BOLBOSAPONARIA* (*CARYOPHYLLACEAE*) ИЗ ТАДЖИКСКОЙ ССР

V. A. SHULTZ. A NEW SPECIES OF THE GENUS *BOLBOSAPONARIA* (*CARYOPHYLLACEAE*) FROM THE TADJIK SSR

Приводится описание нового вида *Bolbosaponaria kafirniganica* из Южного Таджикистана.

При критическом таксономическом изучении рода *Bolbosaponaria* Bondar. выяснилось, что растения, произрастающие в Южном Таджикистане на хребтах Ренгентау, Гардани-Ушти и Ходжа-Казиан, отличаются от *B. sewerzowii* (Regel et Schmalh.) Bondar. Отличия в морфологии генеративных и вегетативных органов позволили выделить их в новый вид. Ниже приводится его описание.

Bolbosaponaria kafirniganica V. A. Shultz sp. nov. — Planta perennis. Rhizoma lignosum, ramosum, longum, incrassationibus globosis (1.5—2.5 cm in diam.) vel oblongis (ad 3 cm lg.) ab invicem distantibus et a partes tenuiter cylindricas abrupte segregatis. Caulis 15—30 cm altus, glaber, a basi dichotomo-ramosus. Folia acutata, 1—4 cm lg. et 0.3—0.8 (1.3) cm lt., sessilia, basi connata, anguste vel lineari-lanceolata, interdum anguste triangulata et tunc basi subcordata. Inflorescentia — thyrsus frondoso-frondulosus, laxus; pedicelli (calyce breviores) et axes inflorescentiae pilis glandulosis pubescentes. Calyx anguste tubulosus, 9.5—18 mm lg., viridis vel violaceus, striis albo-violaceis membranaceis, glanduloso-pilosus, dentibus rotundatis membranaceis margine glanduloso-ciliatis tubo calycis 5—6-plo brevioribus. Petala oblongo-spathulata, violaceo-rosea, in ungue sine excrescentiis aliformibus et basi limbi exappendiculata, 14.5—18 (20) mm lg. et 1.5—2 mm lt., nervis 3 in limbo anastomosantibus purpureis; lamina limbi ab ungue non abrupte segregata, apice rotundata vel emarginata. Stamina ad 17 (20) mm lg., calyce longiora; antherae ellipticae; grana pollinis 8-poralia. Ovarium oblongo-ellipticum, stylis ovario multoties longioribus; stigmata parva, porrecta. Capsula ad 6 mm lg., 4-valvis, ovata, fere sessilis, calyce brevior. Semina suborbicularia, atro-brunnea, 1.7—1.8 mm lg. et 1.8—1.9 mm lt., ambutu e latere asymmetrica; tubercula spermodermatis humilia, conoidea, plana, obtusata, basi stellata.

Typus: Tadzhikistania australis, montes Chodzha-Kazian, ad orientem a pagum Ljajljakuja, declivitates gypsaceae, 21 V 1960, № 193, V. P. Botschantzev et T. V. Egorova (LE).

Affinitas. Species nova *B. sewerzowii* (Regel et Schmalh.) Bondar. affinis est, sed ab ea granis pollinis 8 (nec 12)-poralibus, petalis oblongo-spathulatis (nec triangulato-cuneatis) transitu limbi in unguem gradato (nec limbo triangulato in unguem cuneatum plus minusve abrupte transeunte), nec non foliis anguste vel lineari-lanceolatis et inflorescentia magis laxa.

Habitat in declivibus schistosis et lapidosis, gypsaceis denudatis in altitudine 1400—1700 m s. m.

Distributio geographica. Tadzhikistania (juga Rengentau et Gardani-Uschti, montes Chodzha-Kazian).

Растение многолетнее. Корневище деревянистое, ветвистое, длинное, с шаровидными (1.5—2.5 см в диам.) или продолговатыми (до 3 см дл.), отставленными друг от друга и резко обособленными от тонкоцилиндрических участков утолщениями. Стебель 15—30 см выс., голый, от основания дихотомически ветвящийся. Листья заостренные, 1—4 см дл. и 0.3—0.8 (1.3) см шир., сидячие, у основания сросшиеся, узко- или линейно-ланцетные, иногда узкотреугольные и тогда в основании слегка сердцевидные. Соцветие рыхлый фрондозно-фрондулозный тирс; цветоножки (короче чашечки) и оси соцветия опушены железистыми волосками. Чашечка узкотрубчатая, 9.5—18 мм дл., зеленая или фиолетовая, с бело-фиолетовыми перепончатыми полосами, опушенная железистыми волосками, с перепончатыми, железисто-реснитчатыми по краю, закругленными зубцами, которые в 5—6 раз короче трубки чашечки. Лепестки продолговато-лопатчатые, фиолетово-розовые, без крыловидных выростов на ноготке и без придатков у основания отгиба, 14.5—18 (20) мм дл. и 1.5—2 мм шир., с 3 анастомозирующими в отгибе пурпурными жилками; пластинка отгиба не резко отграничена от ноготка, на верхушке закругленная или выемчатая. Тычинки до 17 (20) мм дл., превышают чашечку; пыльники эллиптические; пыльцевые зерна 8-поровые. Завязь продолговато-эллиптическая, со столбиками, во много раз превышающими длину завязи; рыльца маленькие, вытянутые. Коробочка до 6 мм дл., 4-створчатая, яйцевидная, почти сидячая, короче чашечки. Семена почти округлые, темно-коричневые, 1.7—1.8 мм дл. и 1.8—1.9 мм шир., в очертании сбоку асимметричные; бугорки спермодермы низкие, конусовидные, плоские, притупленные, в основании звездчатые.

Тип: Южный Таджикистан, горы Ходжа-Казиан, к востоку от кишлака Ляйлякуя, гипсированные склоны, 21 V 1960, № 193, В. П. Бочанцев и Т. В. Егорова (LE).

Паратипы: Южный Таджикистан: хр. Ренгентау, ущелье к югу от кишлака Рангон, щебнистый южный склон, 1400 м над ур. м., 15 V 1956, № 43, Р. С. Бадритдинова; западный склон хр. Гардани-Ушти, Тюльки-Булак, гипсы, 1700 м над ур. м., 27 V 1947, № 990, Э. Н. Варивцева и Г. Н. Непли; горы Ходжа-Казиан, к востоку от г. Шаартуз, каменистые склоны, 23 V 1960, № 322, В. П. Бочанцев и Т. В. Егорова.

Родство. Новый вид близок к *B. sewerzowii* (Regel et Schmalh.) Bondar., но отличается от него 8 (а не 12)-поровыми пыльцевыми зернами, продолговато-лопатчатыми (а не треугольно-клиновидными) лепестками с невыраженным переходом отгиба в ноготок (а не с узкотреугольным отгибом, более или менее резко переходящим в клиновидный ноготок), а также узко- или линейно-ланцетными листьями и более рыхлым соцветием.

Обитает на щебнистых и каменистых склонах, на выходах гипса на высоте 1400—1700 м над ур. м.

Географическое распространение. Таджикская ССР (хребты Ренгентау и Гардани-Ушти, горы Ходжа-Казиан).

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 19 VII 1982.

ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА

УДК 502.753 (571.1/.5)

Л. И. Малышев, К. А. Соболевская

О ПРОГРАММЕ «БИОЛОГИЯ НУЖДАЮЩИХСЯ В ГОСУДАРСТВЕННОЙ ОХРАНЕ РАСТЕНИЙ СИБИРИ»

L. I. MALYSHEV, K. A. SOBOLEVSKAYA. ON THE PROGRAMME «BIOLOGY OF SIBERIAN PLANTS FOR THE STATE CONSERVATION»

Разработаны принципы монографического исследования 176 видов сибирской флоры, нуждающихся в государственной охране. Программа рассчитана на 15 лет. Результаты будут опубликованы в виде серии выпусков. В конце статьи дан список подлежащих изучению растений.

Сохранить генетический фонд флоры активно осваиваемых территорий, к которым относится и Сибирь, чрезвычайно трудно, так как в новых агропромышленных районах по существу происходит замена естественных экосистем другими, формирующимися под прямым воздействием антропогенного фактора. Коллективный труд «Редкие и исчезающие растения Сибири» (1980) показал, что флоре нанесен значительный ущерб. Из свыше чем 4 тыс. видов сосудистых растений, произрастающих в Сибири, 356 видов находятся в угрожаемом состоянии. По отношению к ним должны быть приняты эффективные меры сохранения, и приступить к их разработке можно лишь на основе монографического изучения каждого из этих видов.

Из подлежащих охране растений 176 видов и одна разновидность нуждаются в государственной охране и 180 видов — в местной. Особую тревогу вызывают виды растений, нуждающиеся в государственной охране, т. е. вымирающие или весьма редкие на всей или большей части ареала, либо сокращающие численность популяций на основной части ареала в пределах СССР. В числе видов сибирской флоры, нуждающихся в государственной охране, по-видимому, уже исчезнувшие — 2 вида (*Megadenia bardunovii* и *Allium pumilum*), находящиеся под угрозой вымирания — 20 видов и одна разновидность, весьма редкие — 119 видов и сокращающие численность популяций — 37 видов. Из 44 семейств более всего нуждаются в государственной охране следующие: *Fabaceae* — 46 видов, *Asteraceae* — 15, *Poaceae* — 14, *Ranunculaceae* — 12, *Liliaceae* — 11, *Rosaceae* — 9, *Boraginaceae* — 8, *Orchidaceae* — 7.

Роды, наибольшее число видов которых нуждается в государственной охране, следующие: *Oxytropis* — 27, *Astragalus* — 12, *Allium* — 5, *Rhodiola* — 5, *Saussurea* — 5, *Stipa* — 4, *Lilium* — 4, *Aconitum* — 4, *Potentilla* — 4, *Rhaponticum* — 4.

Большое число видов, находящихся уже сейчас в угрожаемом состоянии, относится или к эндемикам, как виды родов астрагал, остролодочник, соссюрея, или к сокращающим численность популяций: роды лилия, лук, родиола. Среди нуждающихся в охране растений — 40 неморальные третичные реликты, а значительное число других видов имеют в Сибири западную (44 вида) или восточную (26 видов) границы распространения.

Все виды, имеющие научное или практическое значение, требуют разработки целой системы мер сохранения. Это организация заповедников, флористических или комплексных заказников, интродукция отдельных видов в ботанические сады, создание промышленных плантаций лекарственных растений и т. д.

Исходя из вышеуказанных соображений была задумана коллективная работа сибирских ботаников по составлению серии выпусков «Биология нуждающихся в государственной охране растений Сибири». В выпусках будут даны исчерпывающие материалы о каждом виде. Эта монографическая работа должна стать теоретическим фундаментом сохранения и воспроизводства растений, имеющих статус угрожаемого состояния.

В биологических «Флорах», таких как «Биологическая флора Московской области» (1974, 1975, 1976, 1978, 1980), «Biological flora of Japan» (Numata, Asano, 1969, 1970), «Biological flora of the British Isles» (например, Huiskes, 1979; Smith, 1979; Brightmore, 1979), «The biological flora of Canada» (Hall et al., 1979), приводятся сведения по номенклатуре, о систематическом положении, морфологии, географии, онтогенезу и сезонным ритмам развития, способам размножения, экологии, биологической продуктивности, фитоценотическим связям, внутривидовой систематике, иногда по хозяйственному значению растений. В них, как правило, описываются не только редкие, но и широко распространенные растения, а меры охраны, за небольшим исключением, не приводятся.

Наша биологическая «Флора» в дополнение к перечисленным выше сведениям будет содержать указания о категории угрожаемого состояния (классификация Международного союза охраны природы и природных ресурсов), причинах вымирания или сокращения численности популяций, предлагаемых мерах сохранения с учетом биологических особенностей, а также будет давать полное освещение имеющимся материалам по интродукции в ботанические сады или в резерваты.

По мере углубленного изучения флоры Сибири определенный нами состав видов растений, нуждающихся в государственной охране, возможно, несколько изменится.

Приводимая ниже схема описания была одобрена Всесоюзным симпозиумом по охране генофонда природной флоры (г. Новосибирск, 1980).

Схема описания

1. Номенклатура, систематическое положение, внутривидовая систематика. Категория угрожаемого состояния по классификации, принятой Комиссией по редким видам Международного союза охраны природы и природных ресурсов: 0 — по-видимому, исчезнувшее растение; 1 — находящееся под угрозой вымирания; 2 — весьма редкое; 3 — сокращающее ареал, встречаемость или обилие в популяциях; 4 — неопределенное.
2. Географическое распространение.
3. Фитоценотическая приуроченность и характеристика местообитания.
4. Морфология, жизненная форма, соматическое число хромосом.
5. Экология.
6. Онтогенез, численность и возрастной состав популяций.
7. Сезонный ритм развития.
8. Биологическая продуктивность (вегетативная и семенная).
9. Способы размножения и распространения.
10. Консортивные связи.
11. Данные о происхождении вида.
12. Сведения о биохимическом составе вида.
13. Хозяйственное значение растения.
14. Сведения по интродукции вида, т. е. с какого года и где растение культивируется, происхождение материала, условия выращивания (открытый участок или под пологом деревьев, с укрытием на зиму или без него), количество экземпляров в культуре, характеристика развития (прохождение фенофаз, способность к возобновлению: семенному, вегетативному, наличие самосева), зимостойкость и засухоустойчивость.
15. Мероприятия по охране. Нуждается ли в запрете на сбор или на другие формы прямого уничтожения (какие, где, каким законодательством), в организации охраняемых территорий (изложить конструктивно), в интродукции для сохранения в культуре или для последующей реинтродукции (изложить кон-

структивно). Какие охранные мероприятия уже предприняты и по отношении к какой части популяции они осуществлены. Действующие заповедники, заказники и другие подобные организации и состояние в них данного вида.

16. Литература.

Каждому виду будет посвящена статья одного или нескольких авторов объемом от 5 до 20 страниц машинописного текста, составленная по вышеприведенной схеме. Координация будет осуществляться Координационным советом по проблемам ботаники Сибири, а оформление материалов к печати — редколлегией (ответственные редакторы Л. И. Малышев и К. А. Соболевская).

Поскольку некоторые представители флоры Сибири, нуждающиеся в государственной охране, распространены и в других регионах страны, Комиссия по охране растительного мира Научного Совета по проблеме «Биологические основы рационального использования и охраны растительного мира» должна осуществлять межрегиональную координацию работ во избежание дублирования, если аналогичная работа будет предпринята также и другими коллективами.

В случае опубликования в других изданиях исчерпывающих данных о каком-либо виде сибирской флоры, нуждающемся в государственной охране, в библиографии очередного выпуска сибирской серии будет указана эта публикация.

Работа над составлением «Биологии нуждающихся в государственной охране растений Сибири» потребует усилия большого коллектива авторов. Выполнение всей работы рассчитано на 15 лет, по 1—2 выпусков в год с описанием в каждом из них от 10 до 15 видов. Ученые 18 ботанических учреждений Сибири уже начали работу более чем с 50 видами. Среди них следующие: *Asparagus brachyphyllus*, *Iris laevigata*, *Allium nerinifolium*, *A. pumilum*, *Anemonoides baikalensis*, *Shibateranthis sibirica*, *Daphne altaica*, *Cruciata krylovii*, *Artemisia martjanovii*, *Dendranthema sinuatum*, *Saussurea jadrinzevii*, *Tridactylina kirilowii*.

Наряду с этим начато составление описаний и многих сокращающих свою численность популяций полезных видов, долгие годы испытываемых в ботанических садах в опыте интродукции. Это почти все виды родов лилия, ирис, а также кандык сибирский, пион марьин корень, родиола розовая, большеголовник сафлоровидный и др. Совершенно обязательным является, помимо использования литературного материала, привлечение оригинальных данных авторов и представление в описании «портрета» вида — рисунка или фотографии (в природе и в культуре, если вид интродуцирован). Сведения по интродукции представляются в случае, если вид культивируется достаточно много лет, указывается и отрицательный итог интродукции.

СПИСОК РАСТЕНИЙ СИБИРИ, НУЖДАЮЩИХСЯ В ГОСУДАРСТВЕННОЙ ОХРАНЕ (КАТЕГОРИЯ УГРОЖАЕМОГО СОСТОЯНИЯ ОБОЗНАЧЕНА ЦИФРАМИ)

Alliaceae

Allium altaicum Pall., 3
A. microbulbum Prokh., 1
A. nerinifolium (Herb.) Baker, 2
A. pumilum Vved., 0
A. tytthocephalum Schult. et Schult. fil., 2

Apiaceae

Aegopodium latifolium Turcz., 2

Asparagaceae

Asparagus brachyphyllus Turcz., 2

Aspleniaceae

Asplenium exiguum Bedd., 2
A. sajanense Gudoschn. et Krasnob., 2

Asteraceae

Artemisia arctisibirica Korobkov, 2
A. martjanovii Krasch. ex Poljak., 2
A. triniana Bess., 2
Brachanthemum baranovii (Krasch. et Poljak.) Krasch., 1
Dendranthema sinuatum (Ledeb.) Tzvel., 3
Rhaponticum carthamoides (Willd.) Iljin, 3
R. chamarense Peschkova, 3
R. orientale (Serg.) Peschkova, 3
R. serratuloides (Georgi) Bobr., 1
Saussurea dorogostaiskii Palib., 3
S. jadrinzevii Kryl., 1
S. pseudoalpina Simps., 2
S. sajanensis Gudoschn., 2
S. serratuloides Turcz., 2
Tridactylina kirilowii (Turcz.) Sch. Bip., 2

Betulaceae

Betula microphylla Bunge, 3

Boraginaceae

Anoplocaryum compressum (Turcz.) Ledeb., 2
A. turczaninovii Krasnob., 2
Craniospermum subvillosum Lehm., 2
Eritrichium czekanowskii Trautv., 2
Mertensia ochroleuca Ik.-Gal., 2
M. pallasii (Ledeb.) G. Don. fil., 2
M. serrulata (Turcz.) DC., 2
Stenoselenium saxatile (Pall.) Turcz., 2

Brassicaceae

Alyssum sergievskajae Krasnob., 2
Borodinia baicalensis N. Busch., 2
Draba taimyrensis Tolm., 2
Eutrema cordifolium Turcz. ex Ledeb., 2
Megadenia bardunovii M. Pop., 0
Redowskia sophiifolia Cham. et Schlecht., 2

Campanulaceae

Adenophora jacutica Fed., 2
Platycodon grandiflorus (Jacq.) A. DC., 3

Caprifoliaceae

Lonicera chrysantha Turcz. ex Ledeb., 2

Caryophyllaceae

Mesostemma martjanovii (Kryl.) Ikonn., 2

Chenopodiaceae

Ceratoides lenensis (Kumin.) Jurtz. et R. Kam., 2
Coryspermum altaicum Iljin, 1
C. mongolicum Iljin, 2

Crassulaceae

Rhodiola algida (Ledeb.) Fisch. et Mey., 2
R. borealis Boriss., 2
R. pinnatifida Boriss., 3
R. quadrifida (Pall.) Fisch. et Mey., 3
R. rosea L., 3
Sedum populifolium Pall., 3

Cyperaceae

Carex caracolica Polozh., 2
Rhynchospora alba (L.) Vahl, 2

Euphorbiaceae

Euphorbia rupestris C. A. Mey., 2

Fabaceae

Astragalus aksaicus Schischk., 2
A. brachybotrys Bunge, 2
A. luxurians Bunge, 2
A. macroceras C. A. Mey., 2
A. politovii Kryl., 2
A. pseudoaustralis Fisch. et Mey., 2
A. rytidocarpus Ledeb., 2
A. sericeocanus Gontsch., 2
A. sobolevskiae Polozh., 2
A. trigonocarpus (Turcz.) Bunge, 2
A. tschuensis Bunge, 2
Glycyrrhiza uralensis Fisch., 3
Gueldenstaedtia monophylla Fisch., 2
Hedysarum cisbaicalense Malysch., 2
H. minussiense B. Fedtsch., 2
H. zundukii Peschkova, 2
Oxytropis alpestris Schischk., 2
O. ampullata (Pall.) Pers., 2
O. bracteata Basil., 2
O. calva Malysch., 2
O. chakassiensis Polozh., 2
O. czekanowskii Jurtz., 2
O. czerskii Jurtz., 2
O. darpirensis Jurtz. et Khokhr., 2
O. incana Jurtz., 2
O. includens Basil., 2
O. karavaevii Jurtz., 1
O. kodarensis Jurtz. et Malysch., 2
O. komarovii Vass., 2
O. ladyginii Kryl., 2
O. lanuginosa Kom., 2
O. lasiopoda Bunge, 1
O. macrosema Bunge, 2
O. nitens Turcz., 2
O. nivea Bunge, 2
O. nuda Basil., 2
O. physocarpa Ledeb., 2
O. saposhnikovii Kryl., 2
O. stenophylla Bunge, 2
O. sulphurea (Fisch. ex DC.) Ledeb., 2
O. trichophysa Bunge, 2
O. triphylla (Pall.) Pers., 2
O. tschujae Bunge, 2
Vicia tsydenii Malysch., 2

Gentianaceae

Swertia baicalensis M. Pop. ex Pissjauk., 2

Geraniaceae

Erodium tataricum Willd., 2

Glossulariaceae

Ribes kolymensis (Trautv.) Kom., 1

Iridaceae

Iris laevigata Fisch. et Mey., 3
I. tigridia Bunge, 3
I. ventricosa Pall., 3

Isoëtaceae

Isoëtes echinospora Durieu, 2

Lamiaceae

Dracocephalum bungeanum Schischk. et Serg., 2
Lagopsis eriostachya (Benth.) Ik.-Gal. et Knorr., 1
Scutellaria grandiflora Sims, 2

Liliaceae

Erythronium sibiricum (Fisch. et Mey.) Kryl., 3
Hemerocallis lilio-asphodelus L., 3
Lilium buschianum Lodd., 3
L. martagon L., 3
L. pensylvanicum Ker-Gawl., 3
L. pumilum Delile, 3

Limoniaceae

Armeria scabra Pall. ex Schult., 2

Linaceae

Linum violascens Bunge, 2

Nymphaeaceae

Nymphaea candida J. et C. Presl, 3
N. tetragona Georgi, 3

Onagraceae

Epilobium baicalense M. Pop., 2

Orchidaceae

Calypso bulbosa (L.) Oakes, 2
Cypripedium calceolus L., 3
C. guttatum Sw., 3
C. macranthon Sw., 3
Epipogium aphyllum (F. W. Schmidt) Sw., 3
Neottianthe cucullata (L.) Schlechter, 3
Orchis militaris L., 3

Orobanchaceae

Mannagettaea hummelii H. Smith, 2

Paeoniaceae

Paeonia anomala L., 3
P. lactiflora Pall., 3

Papaveraceae

Papaver leucotrichum Tolm., 2

Peganaceae

Peganum nigellastrum Bunge, 1

Pinaceae

Picea obovata Ledeb. var. *coerulea* Malysch., 1

Poaceae

Festuca bargusinensis Malysch., 2
Helictotrichon sangilense Krasnob., 2
Koeleria karavajevii Govor., 2
K. skrjabinii Karav. et Tzvel., 2
Melica virgata Turcz. ex Trin., 1
Poa trautvetteri Tzvel., 2
Puccinellia beringensis Tzvel., 2
P. gorodkovii Tzvel., 2
P. jenisseiensis (Roshev.) Tzvel., 1
Stipa dasyphylla (Lindem.) Trautv., 2
S. klemenzii Roshev., 2
S. pennata L., 3
S. pulcherrima C. Koch, 1
Tripogon chinensis (Franch.) Hach., 1

Polygonaceae

Polygonum amgense V. Michaleva et V. Perfiljeva, 1

Primulaceae

Androsace gorodkovii Ovcz. et Karav., 2

Ranunculaceae

Aconitum chasmanthum Stapf, 2
A. decipiens Worosch. et Anfalov, 2
A. sukaczevii Steinb., 2
A. tanguticum (Maxim.) Stapf, 2
Adonis vernalis L., 3
Anemonoides baikalensis (Turcz. ex Ledeb.) Holub, 2
Delphinium ukokense Serg., 1
Pulsatilla campanella Fisch. ex Regel et Til., 2
Ranunculus sajanensis M. Pop., 2
Shibateranthis sibirica (DC.) Nakai, 2

Rosaceae

Amygdalus pedunculata Pall., 3
Armeniaca sibirica (L.) Lam., 3
Cotoneaster lucidus Schlecht., 2
Malus baccata (L.) Borkh., 3
Potentilla adenotricha Vodopjanova, 2
P. kryloviana Th. Wolf, 2
P. sanguisorba Willd. ex Schlecht., 2
P. tollii Trautv., 2
Sorbocotoneaster pozdnjakovii Pojark., 3

Rubiaceae

Cruciata krylovii (Iljin) Pobed., 2

Salicaceae

Salix darpirensis Jurtz. et Khokh., 2

Scrophulariaceae

Castilleja arctica Kryl. et Serg., 2

Thymelaeaceae

Daphne altaica Pall., 3

Trapaceae

Trapa natans L., 3

Verbenaceae

Caryopteris mongholica Bunge, 2

Violaceae

Viola alexandrowiana (W. Beck.) Juz., 2
V. incisa Turcz., 2
V. ircutiana Turcz., 2

ЛИТЕРАТУРА

Биологическая флора Московской области. (1974, 1975, 1976, 1978, 1980). 1—3, 4, 6. М., Изд. МГУ. — Редкие и исчезающие растения Сибири. (1980). Отв. ред. Л. И. Малышев, К. А. Соболевская. Новосибирск, Наука. — Brightmore D. (1979). Biological flora of the British Isles. *Frankenia laevis*. J. Ecol., 67, 3. — Hall I. V., Aalders L. E., Nickerson N. L., Kloet S. P. V. (1979). The biological flora of Canada. *Vaccinium angustifolium* Ait., Sweet lowbush blueberry. Canad. Field Natur., 93, 4. — Huiskes A. H. L. (1979). Biological flora of the British Isles. *Ammophila arenaria* (L.) Link. J. Ecol., 67, 1. — Numata M., Asano S. (1969, 1970). Biological flora of Japan, 1, 2. Tokyo. — Smith U. K. (1979). Biological flora of the British Isles. *Senecio integrifolius* (L.) Clairv. *Senecio campestris* (Retz.) DC. J. Ecol., 67, 147.

Центральный сибирский
ботанический сад СО АН СССР,
Новосибирск.

Получено 4 IX 1981.

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК (018) : 581.1

Т. В. Дмитревская, Л. И. Слепян, Л. С. Иванов, Г. М. Баренбойм

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ АНТИБИОТИКА КАРМИНОМИЦИНА В ИССЛЕДОВАНИИ КУЛЬТУРЫ ТКАНЕЙ ЖЕНЬШЕНЯ

T. V. DMITREVSKAYA, L. I. SLEPYAN, L. S. IVANOV, G. M. BARENBOYM. UTILIZATION OF ANTIBIOTIC OF CARMINOMYCIN IN THE STUDY OF THE CULTURE OF GINSENG TISSUES

Водный раствор противоопухолевого антибиотика карминомицина может быть использован в качестве прижизненного флуоресцентного красителя для растительных клеток. Обладая тропностью к ядерной мембране, мембранам других клеточных органоидов и к клеточной оболочке, карминомицин позволяет выявить различную степень их дифференцировки.

Карминомицин — противоопухолевый антибиотик, полученный в СССР и эффективно используемый в качестве лечебного препарата при некоторых видах злокачественных новообразований (Бражникова и др., 1973; Шорин и др., 1973). Он принадлежит к группе антрациклиновых антибиотиков, для структуры которых характерно присутствие тетрагидротетраценхинонного хромофора, содержащего три плоских копланарных шестичленных кольца: $C_{26}H_{27}O_{10}N \cdot HCl$. В интактных клетках карминомицин подавляет синтез ДНК и РНК (Дудник и др., 1974). В последнее время появились данные о том, что антрациклиновые антибиотики, введенные в организм, обнаруживаются методом проточной флуориметрии в цитоплазме, однако точная их локализация в клетке пока не установлена. Отсутствуют также какие-либо сведения об использовании карминомицина в качестве флуоресцентного клеточного зонда.

Целью настоящей работы было исследование возможности применения карминомицина в качестве флуоресцентного красителя для растительных клеток и выявление связи этого антибиотика с клеточными органеллами.

Материал и методы исследования

В качестве объекта были выбраны клетки штамма культуры ткани женьшеня *Panax ginseng* C. A. Mey. (*Araliaceae*), выращиваемого в Ленинградском химико-фармацевтическом институте на агаризованной питательной среде в качестве продуцента ценных биологически активных веществ (Слепян и др., 1967; Слепян, 1969). Штамм рос в обычных условиях культивирования при температуре 26±1° C в темноте. Для анализа использовали живые клетки в стадии стационарного роста на 25—30 сутки после пересадки. Для исследования из поверхностной и средней частей каллуса брали небольшие (около 1 мг) кусочки биомассы. Их помещали в пробирку с жидкой культуральной средой и дезагрегировали стеклянной палочкой. Полученные клетки инкубировали в водном растворе карминомицина концентрацией 20 мкг/мл в течение 3—5 мин. Флуоресценцию клеток изучали на микроскопе Люмам-И—1, применяя возбуждение в области 430 нм при флуоресценции в области 530 нм. Максимум поглощения водного раствора карминомицина лежит в области 498 нм, максимум его флуоресценции — 546 нм, в этой области флуоресценция культуральной среды не наблюдалась. Объекты фотографировали при увеличении 40 и 90 на пленке Тасма 250 ед. ГОСТ.

Результаты исследования

При изучении штамма женьшеня были выделены две популяции клеток. Одна, полученная из поверхностной зоны каллуса, представлена молодыми, округлыми или овальными паренхимными клетками с большой, хорошо развитой центральной вакуолью и небольшим ядром вблизи оболочки. В этих клетках отсутствовали пластиды (рис. 1, *а—г* — см. вклейку). Другая популяция, выделенная из средней части каллуса, состояла из округлых паренхимных клеток, содержащих хорошо выраженное ядро и большое количество крахмальных зерен (рис. 2, *а*, *б* — см. вклейку).

При окраске карминомицином в клетках первой популяции отмечена яркая флуоресценция со сдвигом спектра в зеленую область наружной целлюлозной оболочки на темном фоне клетки, почти целиком занятой центральной вакуолью (рис. 1, *в*). В этих же клетках с хорошо заметным ядром наблюдалось взаимодействие карминомицина с ядерной мембраной (рис. 1, *в*). Часть цитоплазмы между оболочкой и центральной вакуолью также ярко флуоресцировала, что, очевидно, связано с развитием митохондриальной системы клетки (рис. 1, *г*, *д*).

По мере физиологического старения клеток развитие митохондриального комплекса и крахмальных зерен обычно наблюдалось вблизи ядра, что вызывало яркую флуоресценцию этих зон у всех клеток (рис. 1, *г*; 2, *в—д*). Наружная оболочка таких клеток ярко светилась оранжевым светом. Меняя фокусировку микроскопа, можно было различить разную степень свечения ядерной мембраны, поверхностного слоя крахмальных зерен и митохондрий. Наибольшая интенсивность флуоресценции отмечена в хорошо сформированных крахмальных зернах из клеток поверхностных слоев (рис. 2, *б*). При наблюдении клеток из этого же поверхностного слоя биомассы часто отмечается рост паренхимных клеток за счет растяжения. На этой стадии окраска карминомицином не выявляет крахмальных зерен, хотя они уже начинают формироваться, что видно в проходящем свете; наблюдается очень слабая флуоресценция наружной оболочки клетки (рис. 3, *а—г* — см. вклейку). В случае деления клеток «дроблением», амитотически, что характерно для клеток обеих зон, наблюдалась такая же закономерность. При наличии в амитотически делящихся клетках одной центральной вакуоли ярко светятся ядерная мембрана и некоторые пристеночные участки цитоплазмы (рис. 2, *в*; 3, *б*, *г*). Особенно усиливается оранжевая флуоресценция наружной мембраны цитоплазмы вдоль поперечных перегородок делящихся клеток (рис. 2, *в*; 3, *а—г*). При появлении сформированных пластид в клетках наблюдается усиление флуоресценции цитоплазмы, связанной с этими структурами (рис. 2, *б*, *г*).

Таким образом, проведенные исследования впервые показали возможность использования карминомицина для прижизненной окраски растительных клеток. Изучение препаратов с этим красителем позволяет судить о различной степени физиологической дифференциации клеток. Так, например, на начальном этапе формирования крахмальные зерна не флуоресцируют, что, возможно, объясняется связыванием карминомицина только с полисахаридной структурой зрелого крахмального зерна, а не с его ядром.

Не менее интересен тот факт, что при митотическом делении клеток наибольшая интенсивность свечения выявлена в районе ядра, хотя само ядро клетки остается темным. Кроме того, с помощью карминомицина четко выявляется гетерогенность всей клеточной популяции, которая не обнаруживается при наблюдении в обычный световой микроскоп. Например, среди митотически поделившихся клеток с хорошо заметной, ярко-оранжевой флуоресценцией встречаются клетки, практически не флуоресцирующие, со слабо светящейся зеленой оболочкой. При микроскопировании исследуемых препаратов увеличение свечения наблюдается в течение 10 мин, а затем оно не изменяется до наступления процессов разрушения клеток. Разумеется, выявленные особенности требуют дальнейшего изучения.

ЛИТЕРАТУРА

Бражникова М. Г., Збарский В. Б., Кудинова М. К., Муравьева Л. И., Пономаренко В. И., Потапова Н. П. (1973). Новый противоопухолевый антибиотик — карминомицин. Антибиотики, 18, 8. — Дудник Ю. В., Останина Л. Н., Козьмян Л. И., Гаузе Г. Г. (1974). О механизме действия карминомицина. Антибиотики, 19, 6. — Слепян Л. И. (1969). Женьшень на ранних этапах онтогенеза и в культуре изолированных тканей. Автореф. канд. дис., Л. — Слепян Л. И., Бутенко Р. Г., Грушвицкий И. В. (1967). Женьшень как объект для введения в культуру тканей. Тр. ЛХФИ «Вопросы фармакогнозии», 21, 4. — Шорин В. А., Бажанов В. С., Авербух Л. А., Лепешкина Г. И., Гринштейн А. М. (1973). Противоопухолевая активность нового антибиотика карминомицина. Антибиотики, 18, 8.

Всесоюзный научно-исследовательский
институт по биологическим испытаниям
химических соединений,
Москва,
Ленинградский
химико-фармацевтический институт.

Получено 12 IV 1981.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 581.9 (234.83)

Флора и растительность Тимано-Печорского региона. Тр. Коми филиала Академии наук СССР, № 39. — Сыктывкар, 1978. 93 с. Т. 500. Ц. 35 к. Ротапринт.

E. P. MATVEJEVA. (*A REVIEW*). FLORA AND VEGETATION OF THE TIMAN-PECHORA REGION. 1978

Рецензируемая книга состоит из Введения, 8 статей, списка упоминаемых в тексте русских и латинских названий растений, а также аннотаций.

В книге обсуждаются возможности обеспечения района территориально-производственного комплекса местными растительными ресурсами, даются рекомендации по рациональному использованию и сохранению продуктивности природных и сеяных лугов, по хозяйственному освоению болот, а также ставятся вопросы охраны уникальных растительных комплексов и отдельных растительных сообществ древнего Тиманского Кряжа и оригинальных болотных массивов бассейна средней Печоры. В исследованном районе выявлены большое разнообразие кормовых, пищевых, лекарственных, декоративных и других растений, их распространение и запасы. Ставится вопрос об организации заповедных участков.

В статье Н. С. Котелиной (с. 5—14) «Смены растительности на лугах в лесотундре и тундре в зависимости от режима их использования» на основании 6-летних стационарных и маршрутных исследований за Полярным кругом установлен ряд закономерностей развития луговых сообществ в зависимости от характера их использования в естественных условиях и при внесении удобрений. На природных долинных лугах в лесотундре заповедный режим отрицательно влияет на плотнокустовые злаки и благоприятствует разрастанию рыхлокустовых и корневищных растений, более ценных в кормовом отношении. Многолетнее сенокошение естественных лугов в лесотундре ведет к уменьшению обилия крупнотравья и снижению продуктивности; умеренный выпас не отражается на их структуре и продуктивности. На сеяных лугах в тундре при ежегодной подкормке удобрениями и с соблюдением рационального сенокосно-пастбищного режима продуктивность сообществ сохраняется на высоком уровне (33—36 ц/га сена). С прекращением использования сеяных лугов происходит очень медленное восстановление первичной растительности. На 12-й год в травостое еще продолжает господствовать высеянный мятлик луговой, а тундровые кустарники составляют лишь 1% покрытия. Выпас скота по молодой не сформировавшейся дернине сеяных лугов ведет к ее разрушению, образованию скотобойных кочек и засоренности травостоя нежелательными растениями. Статья Котелиной вносит новое в познание жизни луга в экстремальных условиях Заполярья.

В работе Е. С. Братенковой «Прочность дернины травостоев различного возраста» (с. 15—22) впервые для подзоны южной тундры сообщаются данные экспериментальных исследований прочности дернины на лугах различного возраста при ежегодном скашивании и слабом выпасе по отаве, приведены количественные показатели плотности дернины и почвы. Показано, что в тундре, как и в лесной зоне, хорошим дернообразователем является мятлик луговой и его дернина обладает большей плотностью, чем, например, лисохвоста лугового. Прочность дернины увеличивается с возрастом травостоя и в тундре окончательно формируется к 8—10-му году жизни, в это время она успешно противостоит умеренному выпасу, молодая же, более рыхлая, при выпасе сильно ранима.

Статья Л. П. Турубановой «Продуктивность канареечника тростниковидного в естественных условиях и в культуре» (с. 23—31) посвящена очень перспективному кормовому растению. Приведены сведения о его распространении, экологии, фенологическом развитии, структуре его травостоев, продуктивности в природных условиях и при внесении удобрений. В оптимальных условиях получен урожай зеленой массы канареечника тростниковидного 600 ц/га.

Статья Р. Н. Алексеевой «Возможные пути хозяйственного использования болот бассейна р. Печоры» (с. 32—41) содержит сведения о распространении болотных массивов и их ботаническую и агрохимическую характеристику. Указывается, что большие запасы торфа в настоящее время не используются. Между тем, кроме употребления торфа в качестве топлива и как сырья для химической промышленности, эвтрофные пойменные торфяники могут быть преобразованы в сеяные луга, а олиготрофные торфа — использоваться на подстилку в скотных дворах. Ставится вопрос и об охране ряда болот.

Статья В. А. Мартыненко «Хозяйственная оценка флоры таежной части Печорского бассейна» (с. 42—50) посвящена районам средней, северной и крайнесеверной тайги — окрестностей Ухты, Печоры, Усть-Цильмы. В естественных условиях выявлено 700 видов семенных и сосудистых споровых растений, кроме того, еще 80 заносных видов. Обращается внимание на обилие полезных растений: пищевых, кормовых, лекарственных, декоративных. Промысловые запасы имеют клюква, брусника, черника, голубика, морошка, смородина, в меньшей степени — малина, черемуха, рябина, земляника. В Коми АССР ежегодно заготавливается около 500 т ягод, но значительное количество их остается не собранными из-за отсутствия сборщиков. Не менее богаты изученные районы ценными кормовыми травами. Приведены сведения о лекарственных, витаминоносных (с указанием их запасов) и декоративных растениях, сделаны предупреждения о необходимости бережной эксплуатации некоторых видов, занесенных в «Красную книгу», которым грозит исчезновение.

В статье А. Н. Лащенковой и З. Г. Улле (с. 51—60) «К изучению флоры и растительности среднего Тимана и их охраны» раскрыты перспективы использования растительных богатств края и необходимость их охраны на фоне усиливающейся хозяйственной деятельности. На территории республики уже организовано 14 заказников по охране кедра и 12 — по охране равнинных и горных лесов, тундры и растительности скал, но они сосредоточены преимущественно на востоке бассейна р. Печоры; необходимо выделить их и в западной части Коми АССР. На основании обстоятельного изучения района древнего Тимана предлагается заповедать ландшафт в пределах верхнего и среднего течения р. Белой Кедвы и ее притока Изъель, отражающий все богатство и самобытность природы среднего Тимана.

Е. В. Шлякова посвятила свой обзор «Сорные растения посевов в бассейне р. Печоры (в пределах Коми АССР)» (с. 61—73) растениям, с распространением которых надо бороться.

Г. В. Железнова в статье «Новые виды листостебельных мхов для Коми АССР» (с. 74—83) приводит сведения о новых находках ряда видов.

В целом небольшое издание несет богатую, квалифицированную информацию о флоре и растительности интересного края. Было бы логичнее, если бы в сборнике сначала были помещены статьи о флоре, а потом о растительности, а не наоборот.

Е. П. Матвеева.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 13 III. 1979.

УДК 019.941 : 002.01 : 547.94

С. Ю. Юнусов. Алкалоиды. — Ташкент: Фан, 1981. 417 с. Ц. 3 р. 70 к. Т. 1000

G. V. PORUTZKY. *S. YU. YUNUSOV*. ALKALOIDS. 1981

Учение об алкалоидах — одно из крупнейших достижений современной науки. Трудно переоценить значение алкалоидов в медицине, растениеводстве и других отраслях народного хозяйства. Арсенал обнаруженных алкалоидов во флоре земного шара непрерывно пополняется. Разрабатываются новые методики выделения и производства различных тонизирующих и наркотизирующих веществ, инсектицидов, ядов. И в то же время при установлении строения и принципов классификации алкалоидов возникают все новые и новые трудности. Большое разнообразие строения затрудняет классификацию. Чтобы достигнуть успеха в этом трудном деле, ботаник и химик-органик должны учитывать очень многие факторы и подтверждать представления о строении алкалоидов синтезом.

При современном уровне знаний, как отмечает С. Ю. Юнусов, классификация алкалоидов должна строиться с учетом принципов экологии. В своей книге, которую он называет справочником, автор рассматривает многие вопросы, связанные с классификацией алкалоидов. В ней содержатся сведения о 1096 алкалоидах, извлеченных из 466 видов растений отечественной флоры (от Молдавии до Забайкалья и от Ташкента до Таймыра). Из них 688 алкалоидов выделено сотрудниками Института химии растительных веществ АН УзССР. Строение 398 алкалоидов подтверждено синтезом.

Наряду с данными о химическом строении алкалоидов приведены сведения о систематическом положении растений, из которых они выделены, с указанием периода вегетации и места произрастания на территории СССР.

Исследование содержания алкалоидов в органах растений в разные периоды вегетации и в различных местах произрастания позволяет определить сроки и место сбора при максимальном количестве алкалоидов.

При составлении справочника использованы сокращения, принятые в ботанической литературе. Названия видов растений заимствованы из «Флоры СССР», сокращения фамилий авторов при таксонах взяты из книги «Ботанические материалы гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР. Указатели и библиография» (М; Л., 1962). Приведенные в конце справочника указатели рассматриваемых семейств и видов растений и указатель фамилий авторов служат полезным дополнением к представленным сведениям об алкалоидах.

В справочнике анализируется алкалоидность 47 семейств отечественной флоры, из них 20 упоминаются в связи с этой проблемой впервые. Вместе с тем в ранее изданных руководствах и справочниках (Орехов, 1965; Henry, 1969; Manske, 1970) рассматриваются около 60 семейств, представители которых встречаются на территории СССР.

В книге С. Ю. Юнусова не упоминаются алкалоиды, содержащиеся в растениях таких семейств, как бересклетовые, вербеновые, диоскорейные, кирказоновые, коноплевые, мальпигиевые, маслинные, мареновые, миртовые, перечные, сумаховые, тыквенные, ятрышниковые и др. Отсутствуют сведения об алкалоидах: апоморфине, аммоталенине, гамма-фагорине, гиндирицине, конессине, капсатине, коринантине, стерофицине, физостигмине, цефалине, эметине и др.

При описании алкалоидов, встречающихся в семействах, упоминаемых автором, отсутствуют данные об алкалоидах и алкалоидных видах, описанных другими исследователями. Так, например, не упоминается нуфлютин — алкалоид кубышки желтой (Дроботько, Рашба и др., 1958), берберин (Дроботько, Айзенман, 1958), умбеллятин (Gupta, Kahali, 1944), подофиллин (Skinner, 1965), омаин — алкалоид позднецвета осеннего (Киселев, Меньшиков, 1953), гидрацин, цефарантин (Buchi, 1945), дихроин А и дихроин В (Jang, Fu, 1946), винилин (Cercos, 1951), пилокарпин, широко применяемый в медицине, и т. п.

В справочнике представлены также сведения о физиологической роли алкалоидов в растениях. «Как правило, — указывает автор, — алкалоиды накапливаются в тех частях растений, которые необходимы для следующего поколения. В естественно отмирающих частях алкалоиды не остаются. Алкалоиды переходят в зимующие органы: семена, корни, у древесных растений — в кору. Следовательно, к концу вегетации в них накапливается максимальное количество оснований, отчего зрелые семена содержат алкалоидов больше, чем незрелые» (с. 4). Это утверждение, однако, можно отнести не ко всем видам алкалоидных растений. Во-первых, по данным А. А. Шмука, работы которого, к сожалению, не упоминаются в справочнике, алкалоиды совершенно отсутствуют в семенах некоторых растений (пасленовые и др.) и начинают образовываться только на первых этапах прорастания семян (Шмук, 1951; Henry, 1969). Во-вторых, у некоторых растений происходит постепенное исчезновение алкалоидов в созревающих семенах параллельно с накоплением белка (Maske, 1970). Это может быть связано с особенностями роста растений и условиями азотного питания (Кузьменко, Тихвинская, 1940).

Нельзя отнести ко всем растениям и утверждение автора о том, что «при изменении эколого-географических условий алкалоиды в растении изменяются быстрее, чем другие признаки. Следовательно, один и тот же вид растения в различных условиях произрастания может содержать различные алкалоиды» (с. 4).

Ценные сведения, приведенные в книге, свидетельствуют о большом личном опыте автора в изучении алкалоидности новых видов растений. Справочником в буквальном смысле слова рецензируемую книгу назвать нельзя. Это скорее обобщение опыта изучения алкалоидных растений в Институте химии органических веществ АН УзССР. Библиография, включающая около 700 наименований, также составлена по этому принципу, а остутствие таблицы с синонимами алкалоидов затрудняет пользование библиографией.

В настоящее время потребность в справочной литературе по алкалоидам очень велика и еще далеко не удовлетворена. Бурное развитие современной науки предопределяет быстрое старение сведений, особенно относящихся к алкалоидам растений, поэтому переиздание книги, вероятно, дело не столь отдаленного будущего. Назрело время создать справочник по алкалоидной флоре земного шара, и хочется пожелать автору успеха в этом почетном деле.

ЛИТЕРАТУРА

Дроботько В. Г., Айзенман Б. Ю., Швайгер М. О. (1958). Антимикробные вещества высших растений. Киев, Изд. АН УССР. — Дроботько В. Г., Рашба Е. Я., Айзенман Б. Ю. (1958). Антибиотики. Киев, Изд. АН УССР. — Киселев В. В., Меньшиков Г. П. (1953). Химические свойства колхамина. ДАН СССР, 88, 5. — Кузьменко А. А., Тихвинская В. Д. (1940). О наследовании никотина и анабазина межвидовым гибридом *N. tabacum/Z. glauca* и взаимовлияние этих видов при трансплантации. Изв. АН СССР, сер. биол., 4. — Орехов А. П. (1965). Химия алкалоидов. М., Химия. — Шмук А. А. (1951). Исследования по биологической и агрономической химии. М., Пищепромиздат. — Buchi J. (1945). Alkaloides *Stephania cephanatha*. Schweiz. Apoth. Ztg., 83, 198. — Cercos A. P. (1951). Alkaloids of *Prosopis ruscifolia*. Rev. Argentina Agron., 18, 200. — Henry T. (1969). The plant alkaloides., L. — Jang C., Fu F. (1946). A chinese antimalarial herb. Science, 103, 59. — Gupta J., Kahali B. (1944). An antibiotic from *Berberis umbellata*. Ind. J. Med. Res., 32, 53. — Lambin S., Bernard J. (1953). Recherche de l'activité bacteriostatique de substances alcaloidiques a l'egard des quelques espèces bacteriens. Compt. rend. Soc. Biol., 147, 9—10. — Manske K. (1970). The alkaloids. N. Y. Acad. Press. — Skinner F. (1965). Modern methods of plant analysis, 3, L.

Г. В. Поруцкий.

Институт нефтехимии,
Киев.

Получено 19 III 1982.

УДК 019.941 : 002.01 : 58 (574)

Красная книга Казахской ССР. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. Ч. 2. Растения. — Алма-Ата: Наука КазССР, 1981. 263 с. с илл. Ц. 2 р. 40 к. Т. 10 000.

N. I. RUBTSOV. (*A REVIEW*). RED DATA BOOK OF THE KAZAKH SSR. RARE AND ENDANGERED ANIMAL AND PLANT SPECIES. PART 2. PLANTS. 1981

В рецензии на «Красную книгу УССР» (Рубцов, 1981) отмечалось, что выход в свет наряду с общесоюзной «Красной книгой СССР» (1978) региональных, республиканских «Красных книг» безусловно заслуживает полного одобрения, так как они способствуют более тщательному учету видов животных и растений, нуждающихся в государственной охране.

«Красная книга Казахской ССР» представляет собою именно такую региональную, республиканскую сводку, содержащую необходимые сведения о животных и растениях, подлежащих охране. Первая часть ее, посвященная животным, была издана еще в 1978 г. Вторая часть, здесь рецензируемая, опубликована через три года после первой.

Казахстан занимает огромную территорию с чрезвычайно разнообразной и богатой природой. В результате развития промышленности и сельского хозяйства, городского строительства и транспорта не только редкие, но и многие другие ценные дикорастущие виды растений оказываются в опасности, находятся под угрозой полного исчезновения. В некоторых случаях нужны даже срочные меры по их сохранению.

Рецензируемая «Красная книга» подготовлена довольно большим коллективом казахстанских ботаников под общей редакцией Б. А. Быкова (отв. ред. Г. З. Бияшев). В ней приведено 286 видов, описания которых распределены по следующим разделам: однодольные (49 видов), двудольные раздельнолепестные (125), спайнолепестные (96), голосемянные (2), папоротникообразные (3), грибы и лишайники (11). В пределах каждого из этих разделов семейства не выделены, описания растений идут, по-видимому, в том порядке, какой был принят во «Флоре Казахстана». От алфавитного расположения описаний авторы книги почему-то отказались, хотя он был бы удобнее для пользования этой книгой, и именно так даны описания растений в «Красной книге СССР» (1978).

Порядок (стандарт) описания каждого вида принят следующий: 1) русское, латинское и казахское названия, 2) статус, 3) морфологическая характеристика, 4) ареал и встречаемость, 5) биология, 6) места обитания, 7) мероприятия по охране, 8) литература. Каждое описание вида сопровождается рисунком растения и показом его ареала на картографической схеме. Распределение всех видов по категориям охраны и встречаемости приведено в конце книги (с. 239—242). В этом общем списке (в нем даны только русские названия) выделены три группы растений: А) виды, находящиеся под угрозой исчезновения (их 20); Б) виды редкие (218); В) виды, широко распространенные, но редкие в Казахстане (48). За этим списком следуют указатель литературных источников, а затем указатели казахских, русских и латинских названий приведенных в книге растений.

Такова общая структура рецензируемой книги, которая несколько отличается от «Красной книги СССР», что вряд ли можно считать целесообразным. Полиграфически она довольно хорошо оформлена: напечатана на мелованной бумаге с необходимым набором типографских шрифтов, заключена в красный ледериновый переплет, снабжена художественно выполненным форзацем.

В целом рецензируемая «Красная книга Казахской ССР» достойна хорошей оценки. Однако по ее содержанию необходимо сделать некоторые существенные замечания.

Прежде всего следует указать на явно недостаточное число включенных в «Красную книгу» видов. Ведь во флоре Казахстана насчитывается около 5700 видов, а в этой книге их только 286, что составляет всего лишь 5% от общего видового состава флоры. А между тем одних только эндемиков в Казахстане известно 760, т. е. около 14%, большинство которых представлено редкими или даже очень редкими видами (Голоскоков, 1969, 1972), безусловно нуждающимися в государственной охране, как, например, *Tulipa behmiana* Regel., *Haplophyllum scoparium* Fisch. et C. A. Mey., *Jurinea karatavica* Iljin, *Saussurea vvedenskyi* Lipsch., *Lappula glabrata* M. Pop., *Senecio pavlovii* Lipsch. и др. Особенно это касается эндемичных монотипных родов (их 8). Однако в книге нет ни рода *Physandra* Botsch. (*Ph. halimoenemis*), ни рода *Seselopsis Schischk.* Пожалуй, следовало бы включить в книгу и своеобразный олиготипный род *Kaschgaria* Poljak., представленный в Казахстане лишь двумя редко встречающимися видами — *K. komarovii* (Krasch. et N. Rubtz.) Poljak. и *K. brachanthemoides* (Winkl.) Poljak., хотя ареалы их заходят в Западный Китай и Монголию.

Можно было бы несколько дополнить и группу «В», включающую виды, широко распространенные, но редкие в Казахстане. В нее, например, включены только 5 видов тюльпанов, хотя в охране нуждаются и другие их виды. Неясно, почему *Cypripedium calceolus* L., *C. guttatum* Sw. и *C. macranthum* Sw. включены в группу Б, тогда как *Convallaria majalis* L. и *Tulipa schrenkii* Regel числятся в группе В. Вообще понятие «редкий вид» применяется в сущности довольно произвольно, субъективно. И это замечание, к сожалению, можно отнести не только к «Красной книге Казахской ССР», но и другим подобным сводкам, посвященным охране растений.

Теперь о *Stipa anomala* P. Smirn., включенном в рецензируемой книге в группу А, т. е. в число растений, находящихся под угрозой исчезновения. Этот вид ковыля мне хорошо знаком, так как он был описан П. А. Смирновым по моим гербарным сборам в 1929 г. в Западном Казахстане (Уральский р-н, между поселками Федулеевым и Новеньким, в степи, образованной *Stipa lessingiana*). Это классическое местонахождение данного вида остается единственным и до сих пор. Растение это было представлено очень небольшим числом дерновин. При вторичном моем посещении вышеуказанного местонахождения *Stipa anomala* в 1931 г. этот вид уже не был найден. Весь этот участок степи оказался полностью распаханным (Рубцов, 1934). По-видимому, данный вид уже совсем исчез из флоры Казахстана.[1] Кстати сказать, его таксономический статус все еще остается неясным. Н. Н. Цвелев в своей монографии по злакам (1976: 591) указывает, что это лишь одна из разновидностей *Stipa pennata* L. (*S. pennata* ssp. *sabulosa* var. *anomala* (P. Smirn.) Tzvel.). Данное растение отсутствует в новейшей сводке по редким и исчезающим видам флоры СССР, изданной под редакцией А. Л. Тахтаджяна.

Заканчивая рецензию, можно отметить, что, несмотря на сделанные замечания по содержанию данной книги, она в общем заслуживает хорошей оценки. Коллектив ее авторов неплохо выполнил очень важную работу.

ЛИТЕРАТУРА

Голосоков В. П. (1969). Особенности видового эндемизма во флоре Казахстана. Бот. материалы Инст. бот. АН КазССР, 6. Алма-Ата, Наука. — Голоскоков В. П. (1972). Родовой эндемизм во флоре Казахстана. В кн.: История флоры и растительности Евразии. Л., Наука. — Редкие и исчезающие виды флоры СССР, нуждающиеся в охране. (1981). 2-е доп. изд. под ред. А. Л. Тахтаджяна. Л., Наука. — Рубцов Н. И. (1934). Флористические находки в Западном Казахстане. Бюл. Казах. фил. АН СССР, 1. — Рубцов Н. И. (1981). Красная книга Украинськой ССР. (Рец.). Бот. ж., 66, 6. — Цвелев Н. Н. (1976). Злаки СССР. Л., Наука.

Н. И. Рубцов.

Государственный Никитский
ботанический сад,
Ялта.

Получено 1 III 1982.

---

[1] Что касается находок *S. anomala* на Украине, в Ворошиловградской обл., то собранные там растения едва ли являются идентичными с собранными мною казахстанскими экземплярами.

УДК 0.19.941 : 002.01 : 58

А. В. Смирнов. Мир растений. — М.: Молодая гвардия, 1981. 303 с. с илл. Т. 100 000. Ц. 2 р. 30 к.

V. V. PETROV. *A. V. SMIRNOV*. PLANT WORLD. 1981

Вышла в свет превосходная научно-популярная книга А. В. Смирнова «Мир растений» (вторая из трех задуманных автором книг под этим названием). Это увлекательный рассказ о наиболее примечательных растениях земного шара от Арктики до Антарктиды. Такой широкий и смелый замысел в отечественной научно-популярной литературе, кажется, осуществлен впервые. Профессор А. В. Смирнов — ученый-ботаник — широко известен в нашей стране как автор более десятка прекрасно написанных научно-популярных книг о растениях. Его книги читаются с большим интересом.

Когда знакомишься с оглавлением книги «Мир растений», создается впечатление, что это нечто подобное учебнику систематики цветковых растений: отдельные главы посвящены различным порядкам покрытосемянных. Но, открыв книгу, видишь, что это сочинение совсем другого рода. От систематики здесь взят только порядок изложения материала, а сам материал — отдельные рассказы о наиболее интересных представителях каждого порядка.

Книга начинается с описания порядка санталоцветных. Автор сообщает о некоторых замечательных представителях данной группы растений (омела, санталовое дерево и др.). Далее в том же плане рассматриваются порядки вересковых, трубкоцветных, астроцветных и некоторых других. Значительную часть книги занимает материал по однодольным. Рассказано о порядках лилиецветных, осокоцветных, ситникоцветных, злакоцветных, пальмоцветных и близких к ним.

Для каждого порядка приведена краткая и очень содержательная характеристика (главнейшие семейства, число видов и родов, преобладающие жизненные формы, географическое распространение, особенности экологии и биологии, использование человеком, устойчивость к антропогенным воздействиям, вопросы охраны и т. д.). Все это написано не в стиле учебника или справочника, а в очень простой и увлекательной форме. Здесь в полной мере проявился дар Смирнова как популяризатора.

После характеристики того или иного порядка следуют разделы, посвященные отдельным растениям. Собственно систематике, таксономически важным признакам растений, отведено мало места — о них только упоминается. Основное внимание автор уделяет интересным подробностям строения отдельных видов растений, рассказывает об их жизни, размножении, расселении, использовании человеком. Читатель узнает о каждом растении очень многое: о ядовитых и лекарственных свойствах, истории введения в культуру и естественном расселении по разным континентам, связи с животным миром, о способах перенесения неблагоприятных условий жизни, о приспособлении к окружающей среде и т. д. В книге приведено много исторических сведений, касающихся растений: об истории их открытия, изучения, использования и др. Рассказы о растениях просто поражают читателя своей разносторонностью, богатством разнообразнейшей информации. Невозможно перечислить все те увлекательные подробности, о которых пишет автор.

Чтобы рассказать обо всем этом, Смирнову несомненно пришлось проштудировать множество книг и статей не только на русском языке, но и на иностранных. Этот колоссальный труд окупился сторицей: мы узнаем интересные подробности о растениях, не известные не только широкому читателю, но и многим профессиональным ботаникам. Один из характерных примеров такого рода — рассказ о замечательном южно-американском растении пуйе — гигантской траве, растущей высоко в Андах (с. 201—204). Сколько здесь подробностей, которые, уверен, знают лишь очень немногие ботаники! И таких примеров можно привести великое множество. О каждом растении написано просто мастерски, так, что трудно оторваться, когда читаешь.

Надо заметить, что Смирнов — превосходный знаток растений и природы вообще — пользуется не только чужим материалом, заимствованным из книг и статей, но и собственными наблюдениями, которых очень много. Сделаны они в самых разных точках планеты — не только в Сибири, где много работал автор, и других уголках нашей страны, но и за рубежом (Смирнов побывал в Австралии, Новой Зеландии и ряде других стран).

Особо нужно сказать о языке книги. Смирнов обладает редким даром писать чрезвычайно просто и вместе с тем очень занимательно. У автора свой особый стиль — короткие, емкие фразы, точные и меткие характеристики. О самых сложных вещах написано понятно, доходчиво и при этом всегда увлекательно. Вся книга в целом читается как произведение художественной литературы. Смирнов проявил себя не только высококвалифицированным специалистом-ботаником, но и человеком незаурядных литературных способностей.

Нельзя не отметить высокое качество иллюстраций. Книга снабжена хорошими цветными фотографиями и превосходными рисунками (их выполнил художник А. Колли), среди которых выделяются прежде всего удачные, научно достоверные «портреты» отдельных растений. Есть и совершенно другие, «ненаучные» изображения: бытовые сценки, касающиеся растений, выполненные с тонким добродушным юмором. Нельзя, например, смотреть без улыбки на рисунок, изображающий сердитого моряка на судне, застрявшем в зарослях водного гиацинта (с. 172). Как выразительно показан гнев человека, попавшего в беду по вине сильно разросшегося вредного растения! Такие иллюстрации, близкие по стилю к карикатурам, очень удачны. Они оживляют книгу, делают ее еще более занимательной.

Мы перечислили многие достоинства книги, а вот каких-либо существенных недостатков нам заметить не удалось. Есть лишь мелкие дефекты стиля и оформления.

Так, фотография цветущих рододендронов под пологом леса на с. 30 перевернута «вверх ногами». Неуместна фотография грушанки круглолистной на с. 164 среди текста о ландышах. Грушанка не имеет никакого отношения к ландышу, и такую иллюстрацию давать было ни к чему. Плох рисунок любки двулистной на с. 194 (цветки растения показаны не белыми, а голубыми). То же самое относится к изображению очанки лекарственной на с. 85 (у растения белые цветки, а на рисунке они голубые).

Есть в тексте некоторые неудачные, излишне «популярные» выражения. Например, на с. 39 написано: «Распространение плодов и семян у кутровых поставлено хорошо». Другой пример: на с. 88 говорится «Тимьян скроен по обычному для губоцветных шаблону». Или еще на с. 149: «Рдест — существо земноводное».

Кроме того, замечены ошибки в латинских названиях растений, приведенных в конце книги. Так, неверно написаны латинские названия всех видов юкки (неверна первая буква). С ошибками написаны названия финиковой пальмы, вахты, толокнянки обыкновенной, наперстянки сомнительной, листоколосника Макино, вашингтонии нитчатой, груши лохолистной и т. д.

В списке растений в конце книги на с. 298 перепутаны строчки. Против русских названий «погремок малый», «подмаренник желтый», «подмаренник северный» стоят неверные латинские названия.

Но все эти мелкие недочеты не могут повлиять на общую очень высокую оценку книги. Книга «Мир растений» — одна из самых лучших научно-популярных книг о растениях. Она написана на высоком научном уровне специалистом-ботаником, и в то же время очень занимательно, доступно. Эта книга предназначена для самых широких кругов читателей. Ценность ее заключается в том, что она содержит массу интересных сведений о растениях, в том числе ряд фактов, мало известных даже ботаникам. Нет сомнения, что «Мир растений» с большим интересом прочитают как люди, далекие от ботаники, так и специалисты-биологи. Будем теперь ждать выхода в свет последней, третьей книги А. В. Смирнова «Мир растений».

В. В. Петров.

Московский государственный университет.

Получено 29 III 1982.

УДК 019.941 : 05 : 581.9

«Vegetatio», 1980, v. 42, N 1—3. 188 pp. Special volume classification and ordination. Ed. by E. van der Maarel. **Специальный выпуск журнала «Vegetatio», 1980.** Посвящен классификации и ординации растительности. Ред. Э. Ван-дер-Маарель

G. S. ROSENBERG. (*A REVIEW*)

Задачи классификации и ординации продолжают оставаться одними из наиболее важных в фитоценологических исследованиях. И естественно, что эти задачи были в центре внимания на международном симпозиуме «Достижения науки о растительности» (Нийменген, май 1979 г.), созванном по инициативе Рабочей группы по обработке данных при Международном обществе науки о растительности. Как известно, эта Рабочая группа объединяет специалистов-фитоценологов, взявших на вооружение количественные методы анализа растительности. 22 статьи по актуальным проблемам классификации и ординации растительности, представляющие изложение докладов, заслушанных на этом симпозиуме, и составили рецензируемый выпуск журнала «Vegetatio» (вторая серия из шестнадцати работ по количественным методам исследования динамики растительности вошла в следующий том этого журнала и рассматривается в специальной рецензии).

Рецензируемый выпуск журнала содержит работы 27 ученых из 11 стран: из США — H. Gauch, M. Hill, V. Komárková, R. del Moral, R. Peet; Италии — E. Feoli, L. Feoli-Chiapella, D. Lausi, S. Pignatti; Бельгии — R. Goossens, F. Hebrant, P. van Hecke, I. Impens; Канады — T. Carleton, R. Jancey, L. Orloci; Великобритании — R. Clymo, P. Graig-Smith, I. Prentice; Франции — M. Debussche, J. Lepart; Австралии — M. Austin, M. Dale; Нидерландов — E. van der Maarel; ФРГ — G. Wiegleb; Швеции — S. Jensén; Швейцарии — O. Wildi.

Прежде чем перейти к изложению содержания статей, необходимо сделать несколько общих замечаний. Б. М. Миркин и Г. С. Розенберг (1979) опубликовали обзор советских и зарубежных работ за 1972—1978 гг. по той же самой тематике, где отмечали наметившийся спад интереса исследователей к проблемам классификации и более устойчивый интерес к ординации растительности. Рецензируемый выпуск журнала «Vegetatio» позволяет сделать еще более грустный вывод: и проблемы количественной ординации вышли на свое «плато» и в целом ряде случаев наблюдается усовершенствование методов ради самих методов, в то время как фитоценологически содержательные результаты получают в основном уже классическими и традиционными способами — прямым градиентным анализом, методом главных компонент, анализом соответствия. При общей развитости математического аппарата в решении проблем классификации и ординации растительности наметилось явное отставание собственно теоретико-фитоценологических построений. Основные участники этого симпозиума в 1973 г. были авторами т. V «Handbook of Vegetation Science», посвященного проблемам классификации и ординации растительности, который можно считать этапным: в нем были сформулированы основные достоинства и недостатки наиболее распространенных методов ординации и классификации. Приходится констатировать, что по отношению и к этому изданию труды симпозиума также не ушли далеко вперед.

Журнал открывается общетеоретической статьей одного из старейших и ведущих специалистов по количественной фитоценологии Greig-Smith «Развитие методов количественной классификации и ординации» (с. 1—9). Автор дает широкую панораму развития методов количественной классификации и ординации и справедливо считает Л. Г. Раменского первым среди исследователей, сделавших концепцию континуума теоретическим фундаментом фитоценологических исследований. Наиболее ценным в данной статье следует признать обоснованную критику метода главных компонент, который был воспринят и продолжает восприниматься многими исследователями весьма некритически. Для целей ординации, по мнению автора, наиболее пригодны методы, основанные на нелинейной (одновершинной) модели зависимости встречаемости видов от факторов среды (в частности, гауссова ординация). В отношении методов классификации отмечается, что целями как количественной, так и качественной классификации является получение гомогенных групп описаний растительных сообществ. Повторив уже получившую широкое распространение «классификацию классификаций» на монотетические и политетические, на делительные и объединяющие методы, автор делает достаточно пессимистический (и, увы, соответствующий реальному положению дел) вывод о том, что усложняющиеся количественные методы классификации при их практическом применении уподобляются «черному ящику», что не позволяет достаточно объективно трактовать их результаты. Этим объясняется повсеместное распространение качественных (интуитивных) методов классификаций, которые дают результат, вполне удовлетворяющий задачам геоботанической практики.

К статьям теоретико-методологического плана следует отнести еще три работы — это статьи van der Maarel «Об интерпретабельности ординационных диаграмм» (с. 43—45), Pignatti «Рассуждения о фитоценологическом подходе и эпистемологическая основа науки о растительности» (с. 181—185) и Wildi «Обработка и многомерный анализ больших массивов данных при исследовании растительности» (с. 175—180). В первой критикуются модельные ценоклины распределения видов, которые очень часто используются в методических работах для получения ординации объектов с заранее заданными свойствами. Прежде всего подчеркнуто, что гауссова кривая — слишком идеалистическое приближение характера распределения особей (на самом деле имеют место разнообразные «скосы», «плато» и многовершинность распределений). Вторым недостатком таких моделей является заниженное β-разнообразие этих градиентов. Заключающая выпуск статья Pignatti претендует, по-видимому, на роль теоретического (дедуктивного) обоснования метода фитоценологических таблиц. В ней подобно работам P. Juhácz Nagy (1965, и др.) сделана попытка дать теоретическое обоснование классификации с помощью метода Браун-Бланке. При этом автор различает аут- и синэкологический подходы и формализует основную аксиому — растительность организована в сообщества. Здесь следует отметить одну принципиальную трудность, преодоление которой пока не представляется возможным: в классификации растительности методом фитоценологических таблиц особую роль приобретает проблема «взвешивания» значимости диагностических видов, которая на данном этапе не может быть формализована (это взвешивание осуществляет исследователь, опираясь на свою интуицию). Наконец, работа Wildi посвящена описанию пакета программ количественной обработки фитоценологической информации (построение таблиц постоянства и сопряженности видов, различного рода трансформация данных, построение матриц сходства, ординация методом главных компонент и ряд других процедур).

Большая группа работ посвящена сравнению различных методов ординации растительности, причем это сравнение выполнено на модельных ценоклинах, — это статьи Austin «Исследование модели, используемой для анализа растительности» (с. 11—21), Prentice «Анализ растительности и порядковые инвариантные модели градиентов» (с. 27—34), Feoli и Feoli-Chiapella «Оценка методов ординации по модельным ценоклинам: некоторые замечания» (с. 35—41) и Carleton «Нецентрированный компонентный анализ растительности: сравнение ортогонального и неопределенного вращения» (с. 59—66). Две первые работы посвящены сравнению нелинейных методов ординации, основное достоинство которых — реалистичность описания распределения популяций видов по факторам среды; две следующие — линейному методу главных компонент. В последнем случае путем использования вращения выделяемых осей максимального разнообразия растительности можно облегчить интерпретацию результатов непрямой ординации и даже выделить непересекающиеся ядра перекрывающихся групп описаний; эффективность использования подобных линейных процедур во многом зависит от правильности их использования, т. е. от применения их к тем фитоценотическим объектам, для которых не нарушаются предпосылки корректности этих методов. Также в пользу метода главных компонент высказывается и del Moral в статье «Выбор непрямых методов ординации» (с. 75—84), в которой проведено сравнение четырех методов ординации (полярной висконсинской, метода главных компонент, взаимного усреднения и многомерного шкалирования) реального объекта — 40 описаний альпийской растительности на высоте 2260—2560 м над ур. м. Правда, лучшие результаты были получены автором с помощью нелинейного метода взаимного усреднения, а худшие — методом полярной ординации.

Несколько работ посвящено модернизации некоторых старых методов и описанию новых алгоритмов. Hill и Gauch в статье «Анализ соответствия, лишенный тренда: улучшенный метод ординации» (с. 47—58) предложили модификацию метода взаимного усреднения, который в своем первоначальном виде имел ряд недостатков (один из них связан с «эффектом арки», или «эффектом подковы» — нелинейной зависимости, получаемой при ординации второй оси от первой). Суть модификации состоит в том, что минимизируются средние координаты ординируемых описаний по второй, третьей и т. д. осям для каждого отрезка первой оси. Orloci в статье «Алгоритм предсказывающей ординации» (с. 23—25) предложил новый метод ординации, основанный на установлении силы влияния факторов среды на варьирование всего состава растительности. Этот алгоритм позволяет вести ординацию по нескольким независимым факторам среды.

Четыре работы посвящены новым методам классификации. Gauch в статье «Быстрая начальная классификация больших массивов данных» (с. 103—111) подобно целому ряду работ, выполненному в этом направлении, предлагает для больших наборов данных проводить монотетическое деление, сравнивая объекты лишь с «центрами» групп. Основной целью такой классификации является получение по возможности наиболее гомогенных скоплений описаний (подобную процедуру, названную алгоритмом «Спектр», предложил А. А. Дорофеюк, 1966). Сравнение метода Орлоци (объединение по сумме квадратов расстояний между объектами и классами) с новым алгоритмом, в основе которого лежит ранжирование расстояний, осуществил Jancey в работе «Минимизация случайности при исследовании групповой структуры» (с. 99—101). Эта иерархическая процедура на модельном объекте (35 «описаний» по 10 «видам») показала хорошую работоспособность и повышенную устойчивость к случайным изменениям некоторых коэффициентов расстояний. Feoli и Lausi в работе «Иерархические уровни в синтаксономии, основанные на информационных функциях» (с. 113—115) предприняли очередную попытку связать результаты количественной классификации с интерпретацией синтаксономической иерархии школы Браун-Бланке. Неоднократно отмечалось, что установление рангов выделенных синтаксонов — наиболее сложная и творческая сторона классификации. Авторы предполагают, что существует максимальная корреляция (измеряемая информационными показателями) между видами и полученными нодами на разных уровнях иерархии. Как представляется рецензенту, большая ценность предложенного метода заключается в том, что с его помощью можно проводить сравнение результатов классификаций растительных сообществ, полученных разными методами. Наконец, работа Dale «Синтаксическая основа классификации» (с. 93—98) представляет собой попытку построить детерминистскую грамматику для описания процесса классификации. Такой «лингвистический» подход к классификации не нов — можно назвать, например, работы Э. М. Бравермана с соавторами (1974). Достоинствами такого подхода к классификации являются его чрезвычайно обобщенная форма и возможность приблизить формальный процесс классификации к процедурам, осуществляемым человеческим интеллектом.

Остальные работы являют собой пример приложения количественных методов классификации и ординации к описанию реальных геоботанических объектов, причем экология этих объектов весьма разнообразна — лесные сообщества (Peet «Ординация как инструмент для анализа сложных наборов данных», с. 171—174), водные сообщества (Wiegleb — «Некоторые приложения метода главных компонент при анализе растительности: экологические исследования водных сообществ», с. 67—73; Jensén и van der Maarel — «Количественные подходы к классификации озер со специальным обзором сообществ макрофитов», с. 117—128), болотные сообщества (Clymo — «Предварительное исследование болота Хаммел Ноу с использованием различных количественных методов», с. 129—148), растительность гор (Komárková — «Классификация и ординация в районе Индианских вершин, Скалистые горы в штате Колорадо», с. 149—163) и луговая растительность (Lepart, Debussche — «Информационная эффективность и региональная сопряженность факторов окружающей среды», с. 85—91; van Hecke, Impens, Goossens, Hebrant — «Многомерный анализ многоспектральных данных дистанционных наблюдений за лугами на различных типах почв», с. 165—170). Наиболее частым приемом исследования является метод главных компонент. Среди интересных результатов использования количественных методов следует отметить последнюю работу бельгийских исследователей, которые с помощью метода главных компонент смогли провести идентификацию различных типов растительности по данным фотометрической плотности (основной задачей являлся мониторинг фаз заболеваний отдельных видов и растительных сообществ в целом). Также интересно сообщение Komárková, которая обработала по методу Браун-Бланке 545 описаний (было выделено 8 порядков, 17 союзов и 63 ассоциации) и параллельно осуществила группировку этих описаний кластерным анализом. Оказалось, что порядки формируются при среднем уровне сходства в 30, а союзы — 37% (правда, хотелось бы видеть достоверность различия этих средних значений уровней сходства).

Заканчивая рецензию, следует отметить определенное «топтание на месте» количественных (в основном эмпирико-статистических) методов исследования растительности. По-видимому, выходом из создавшейся ситуации, когда «задач поставлено больше, чем получено на них ответов» (McIntosh, 1974: 138), могут быть лишь более широкое применение уже сложившихся количественных подходов к анализу реальных фитоценотических объектов и более углубленное развитие качественной фитоценологической теории, в то время как математизация фитоценологии должна идти в направлении математического моделирования основных структур и функций растительных сообществ.

ЛИТЕРАТУРА

Браверман Э. М., Киселева Н. Е., Мучник И. Б., Новиков С. Г. (1974). Лингвистический подход к задачам обработки больших массивов информации. Автоматика и телемеханика. 11. — Дорофеюк А. А. (1966). Алгоритмы обучения машины распознаванию образов без учителя, основанные на методе потенциальных функций. Автоматика и телемеханика, 10. — Миркин Б. М., Розенберг Г. С. (1979). Количественные методы классификации, ординации и геоботанической индикации. В кн.: Итоги науки и техники. Ботаника, 3. М., ВИНИТИ. — Juhácz Nagy P. (1965). Some theoretical models of coenological fidelity. Acta Univ. Debrecen, ser. biol., 3. — McIntosh R. P. (1974). Plant ecology, 1947—1972. Ann. Missouri. Bot. Garden, 61, 1.

Г. С. Розенберг.

Институт биологии
Башк. фил. АН СССР,
Уфа.

Получено 14 I 1982.

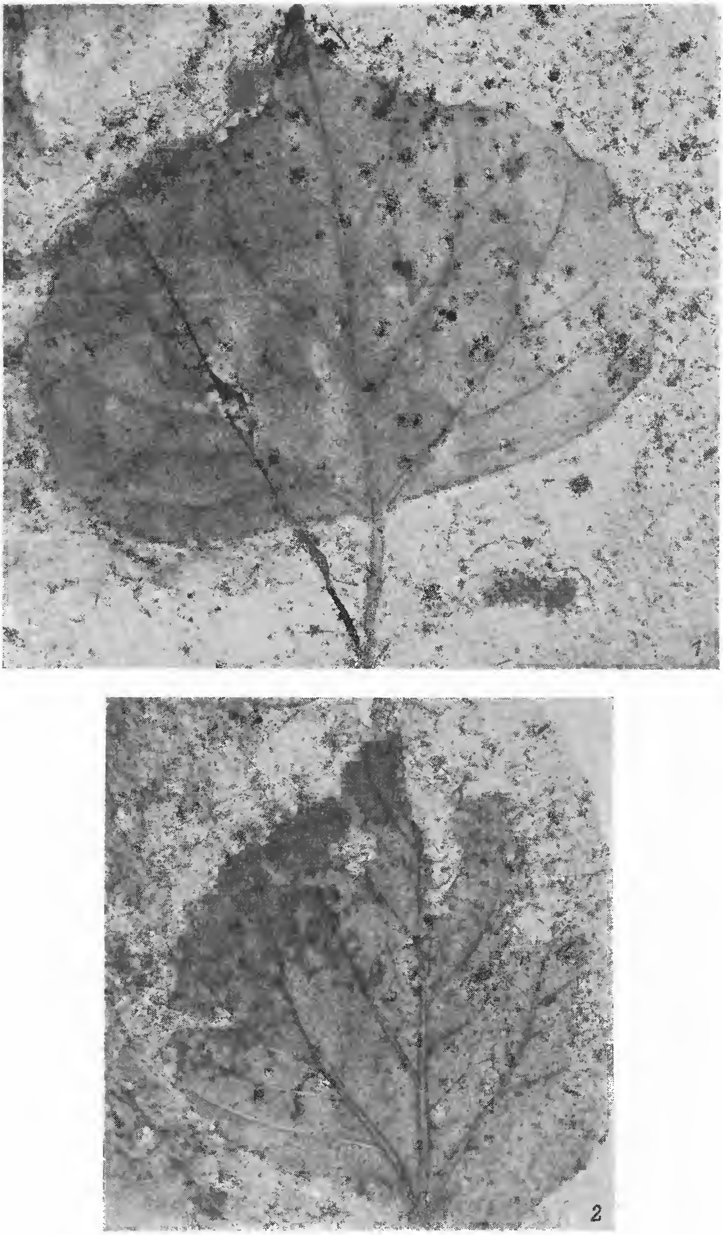


Рис. 3.

1 — *Populus latior*, образец 60, коллекция XIIIг (БИН); 2 — *P. attenuata*, образец 70, коллекция XIIIг (БИН).

К с. 443

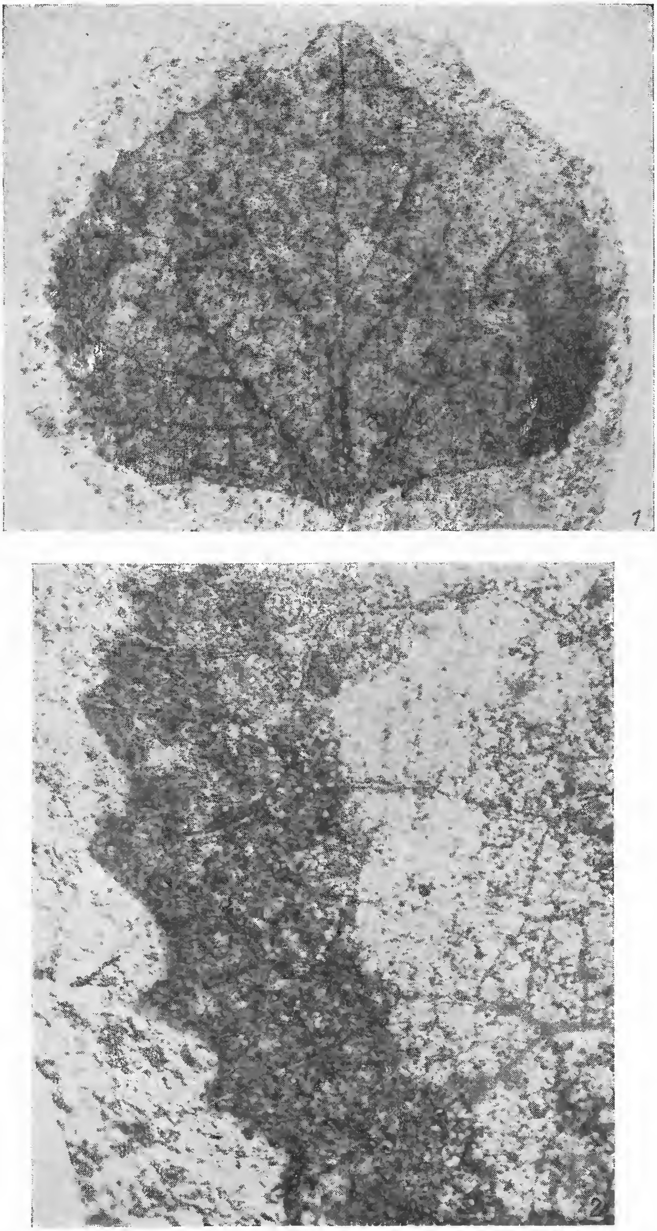
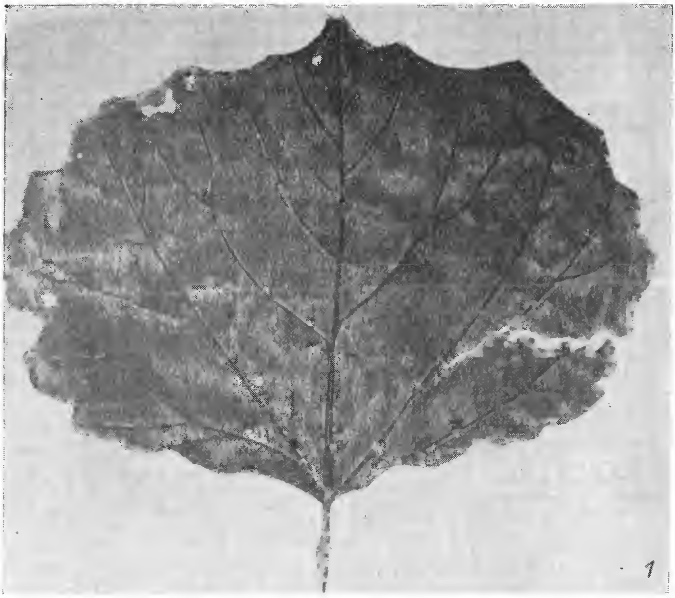


Рис. 4.

1, *2* — ***Populus latior***, образец 56, коллекция XIIIг (БИН) (*2* — увел. 4).



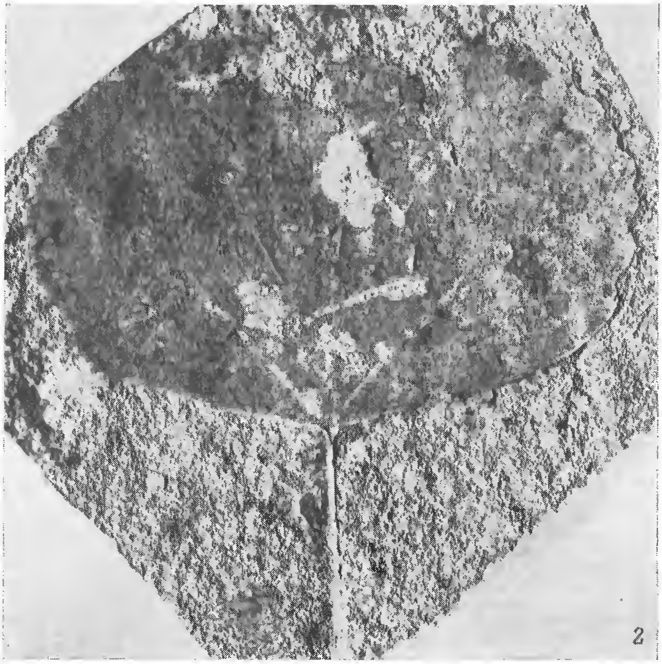


Рис. 5.

1 — ***Populus** heliadum* (Unger, 1852); *2* — *P. heliadum*, образец 72, коллекция XIIIг (БИН).

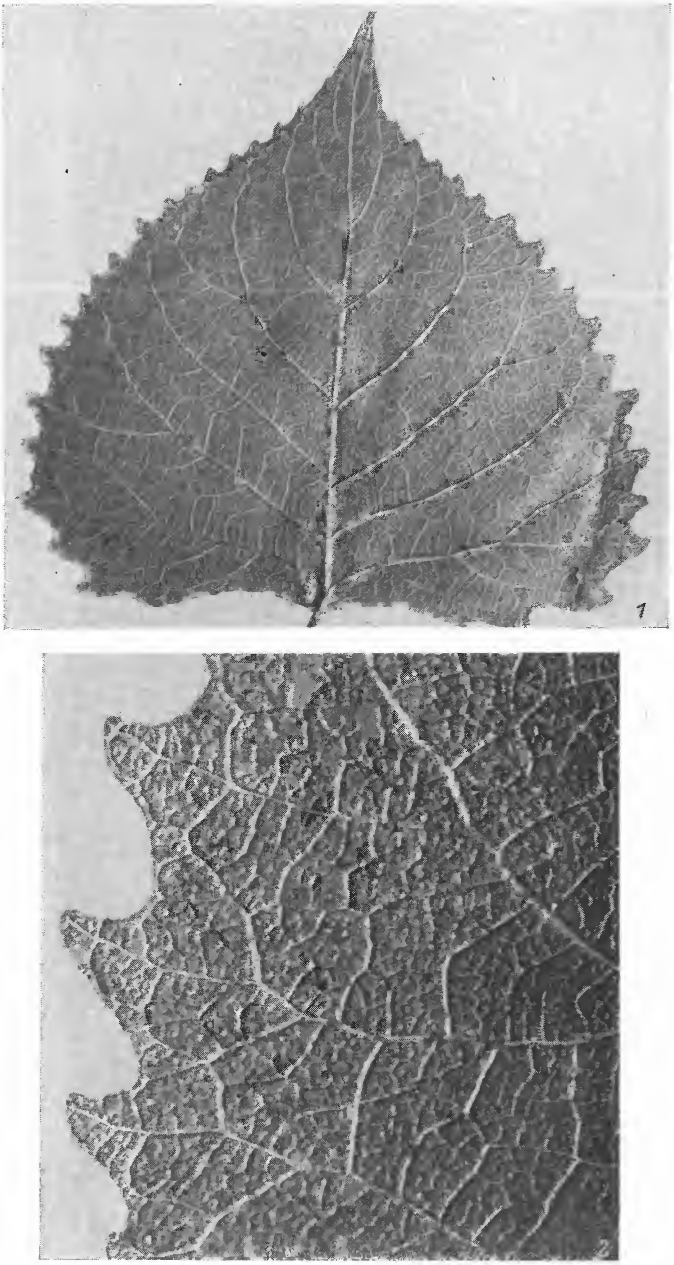


Рис. 6.

1, *2* — *Populus deltoides* sub. nom. *P. monilifera*, лист, Burlington Vt., Oakes (LE) (*2* — увел. 4).

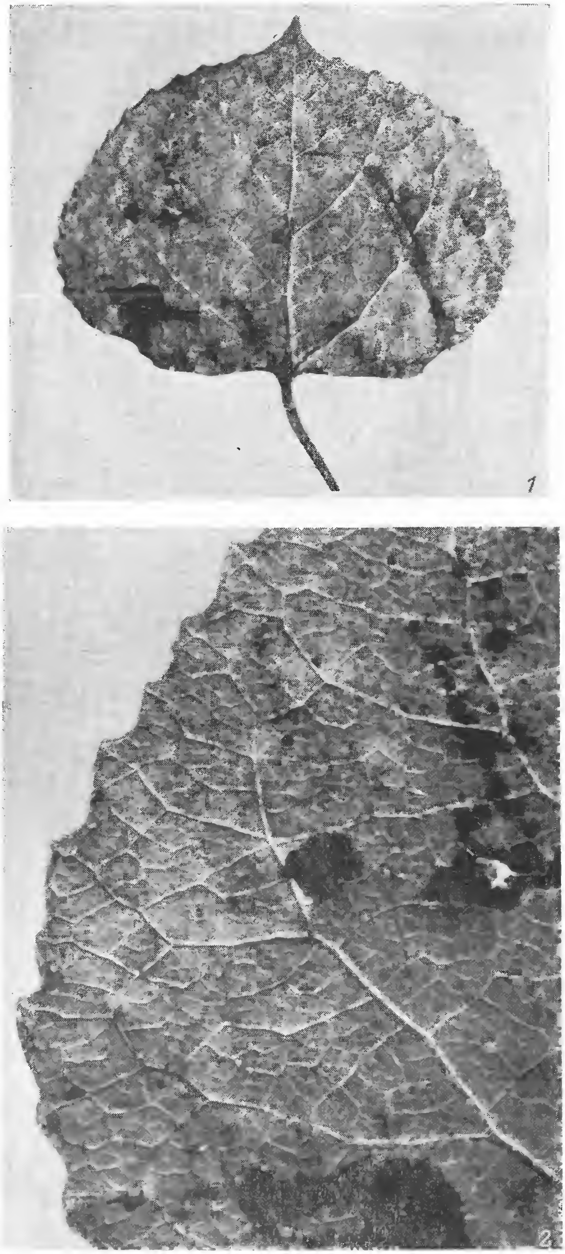


Рис. 7.

1, 2 — *Populus tremuloides*, лист, Mexico, St. of Nuevo Leon (Sierra Madre Oriental), 743 (LE) (*2* — увел. 4).

К с. 445

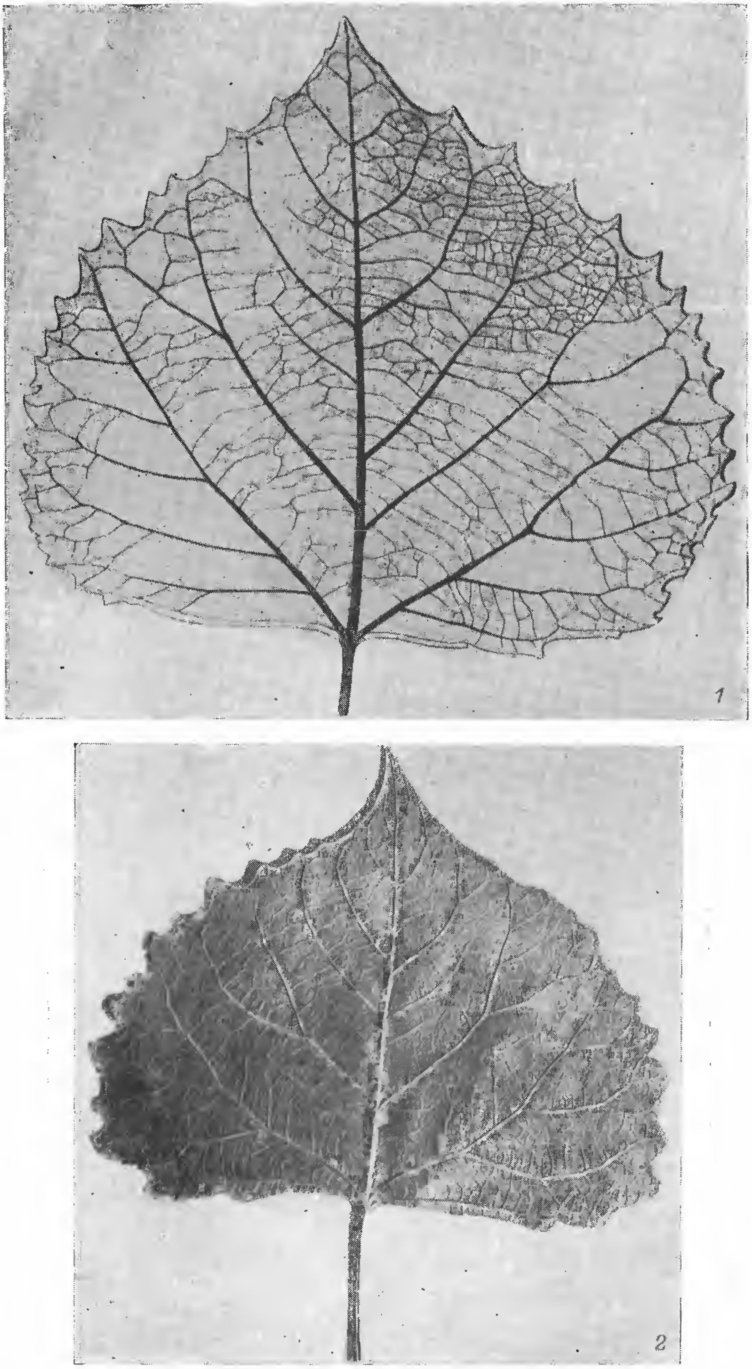
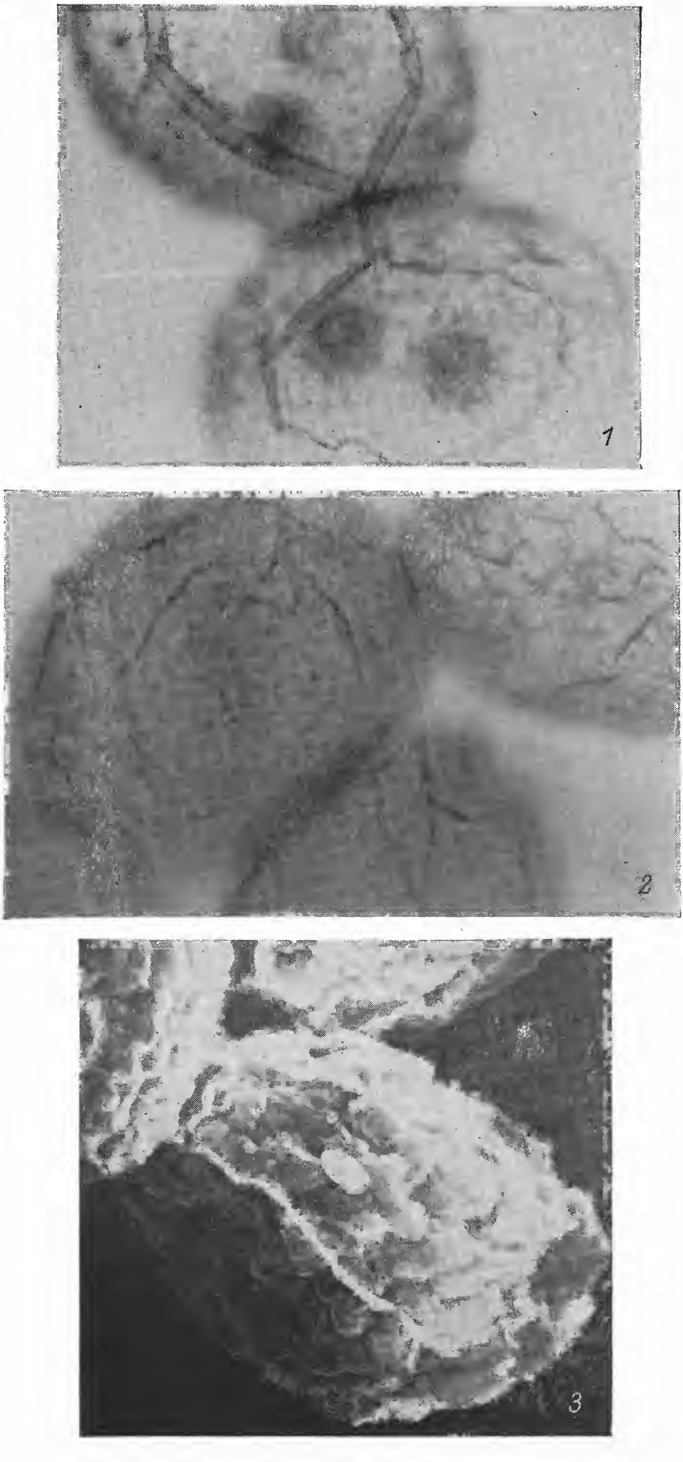


Рис. 8.

1 — *Populus latior* (Heer, 1856); *2* — *P. fremontii*, лист, Arizona, Dr. E. Palmer, 1869 (LE).

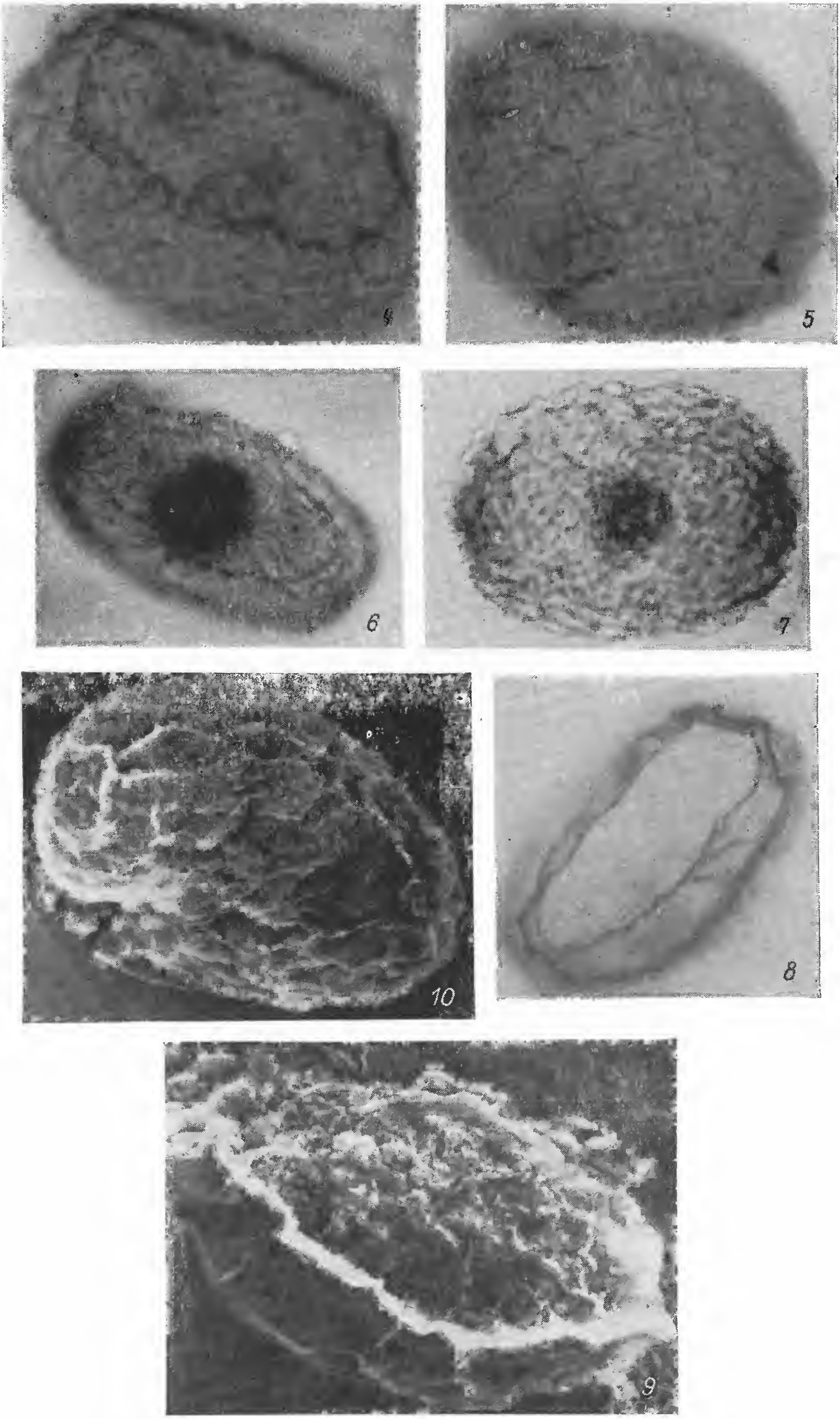
К ст. З. В. Болховских, с. 450



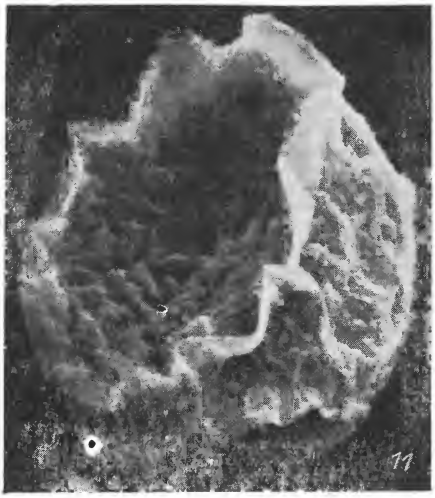
Пыльцевые зерна *Najas major* L.

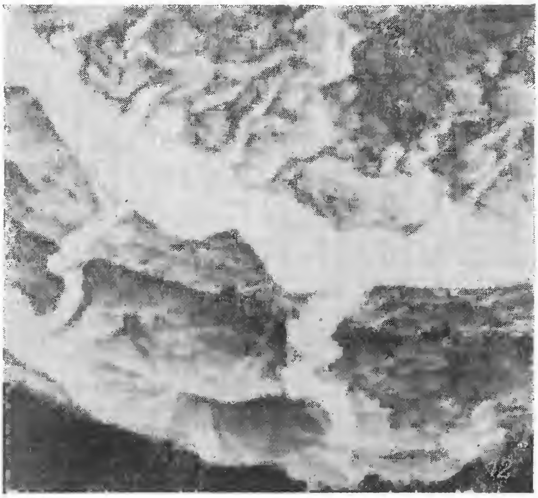
1, 2 — соединение пыльцевых зерен экзинами с дистальной и проксимальной сторон (окраска бисмарком коричневым и прочным зеленым); *3* — то же, электронная микрофотография (×1500).
1, *2*, **4—7** — в середине пыльцевых зерен просвечивают ядра.

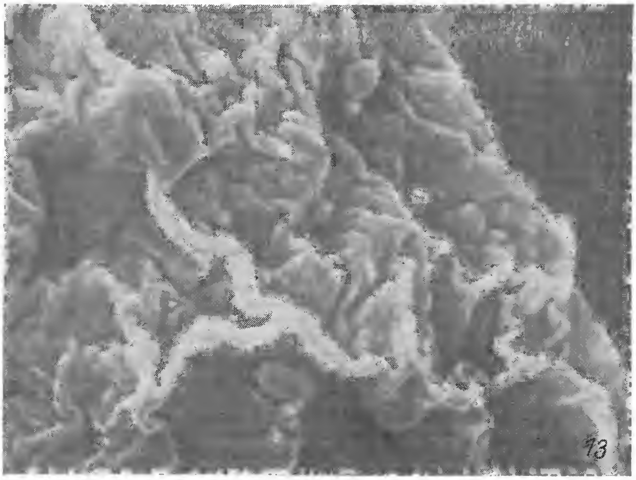
К с. 450



4, 5 — пыльцевое зерно с дистальной и проксимальной сторон (окраска бисмарком коричневым и прочным зеленым); *6* — пыльцевое зерно с дистальной стороны, четко видны границы борозды; *7* — то же с проксимальной стороны, сгущение спорополленина на концах зерна (окраска спирторастворимым анилиновым синим); *8* — пыльцевое зерно с дистальной стороны (окраска алциановым синим); *9, 10* — электронная микрофотография пыльцевого зерна с дистальной (×1700) и с проксимальной сторон (×1500).







11 — то же с дистальной стороны, четко видны края борозды в виде отворотов (×1500); *12*, *13* — участок пыльцевого зерна с дистальной (×5000) и с проксимальной сторон (×5000).

К ст. Н. И. Блохиной, с. 464

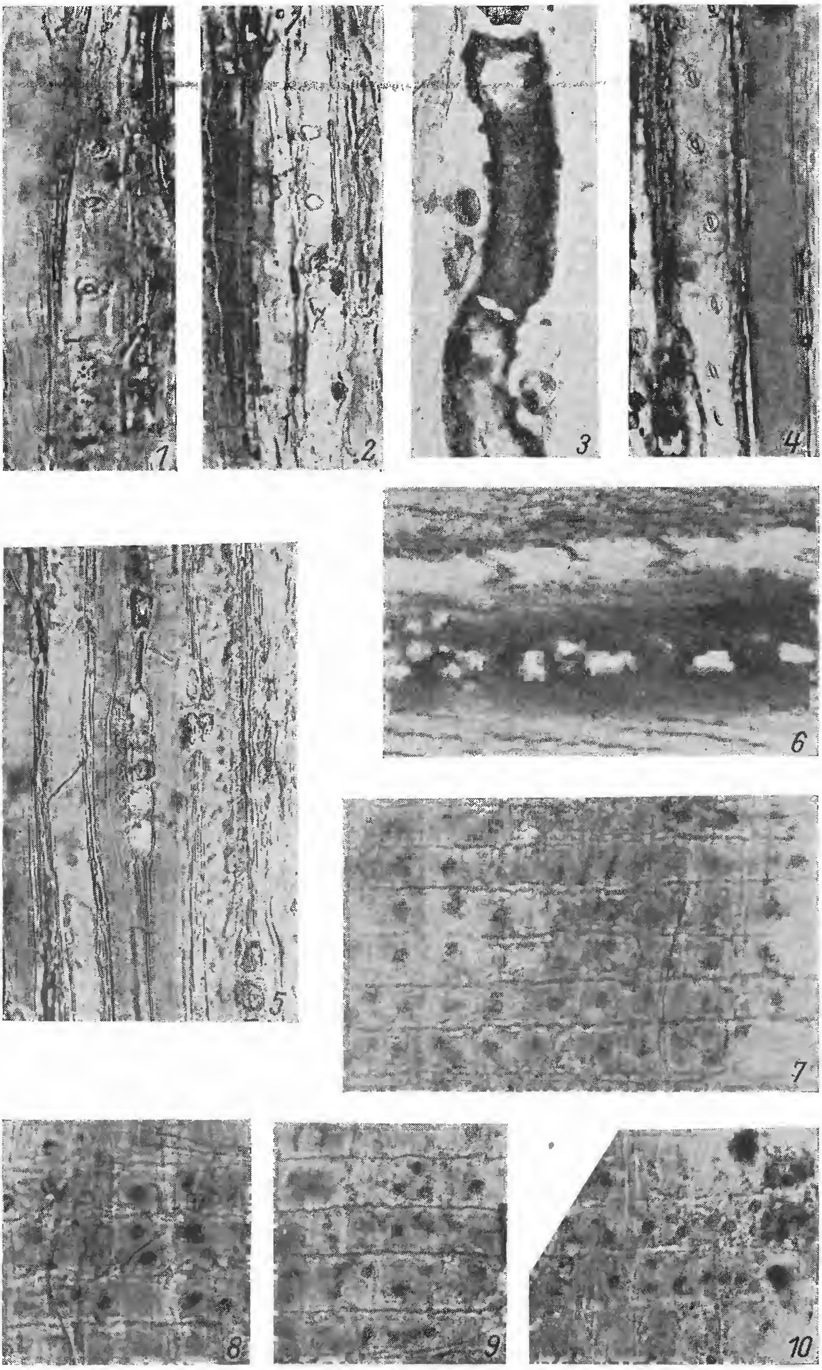


Рис. 1. *Cupressinoxylon cupressoides*, колл. № 4, экз. №№ 15, 16; Приморский край, Реттиховское буроугольное месторождение; ранний-средний миоцен.

1—2 — радиальный срез: однорядная поровость стенок трахеид ранней древесины, экз. № 15, ×450; *3* — тангентальный срез: древесинная паренхима, экз. № 15, ×450; *4* — тангентальный срез: поровость стенок трахеид, экз. № 15, ×450; *5* — тангентальный срез: сердцевинные лучи, экз. № 15, ×300; *6* — поперечный срез: травматические вертикальные смоляные ходы, экз. № 16, ×100; *7—10* — радиальный срез: поровость полей перекреста, экз. № 16, ×450.

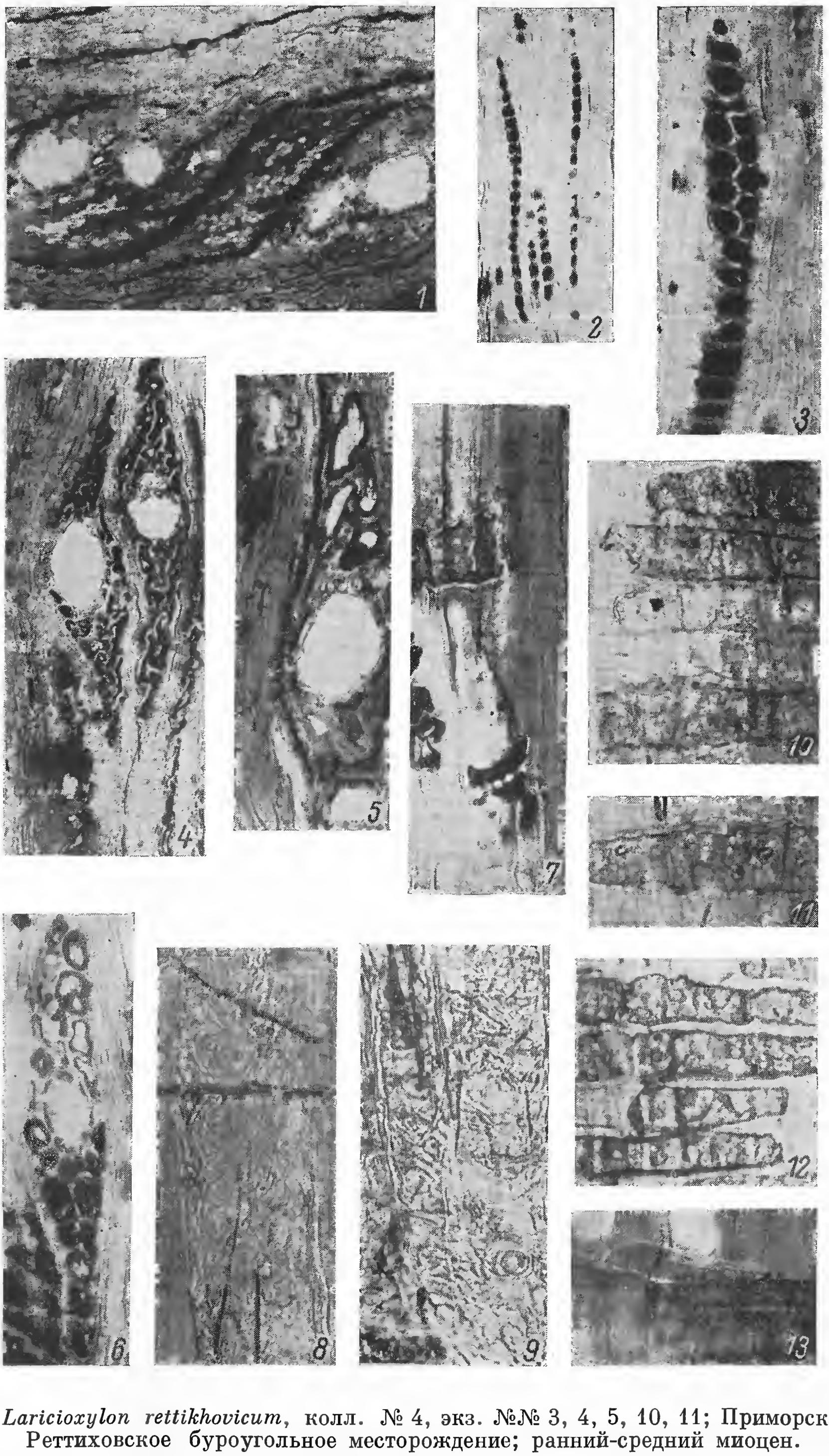


Рис. 2. *Laricioxylon rettikhovicum*, колл. № 4, экз. №№ 3, 4, 5, 10, 11; Приморский край, Реттиховское буроугольное месторождение; ранний-средний миоцен.

1 — поперечный срез: вертикальные смоляные ходы, экз. № 3, ×100; *2* — тангентальный срез: сердцевинные лучи, экз. № 4, ×100; *3* — тангентальный срез: однорядный луч с двурядным участком, экз. № 5, ×450; *4* — тангентальный срез: горизонтальные смоляные ходы, экз. № 4, ×300; *5* — то же, экз. № 4, ×450; *6* — то же, экз. № 3, ×300; *7* — тангентальный срез: древесинная паренхима, экз. № 3, ×300; *8*, *9* — радиальный срез: поровость стенок трахеид, экз. № 14, ×450; *10—12* — радиальный срез: поровость полей перекреста, экз. № 14, ×450; *13* — радиальный срез: лучевые трахеиды, экз. № 3, ×300.

К ст. И. В. Макаровой и Н. Е. Гуслякова, с. 525

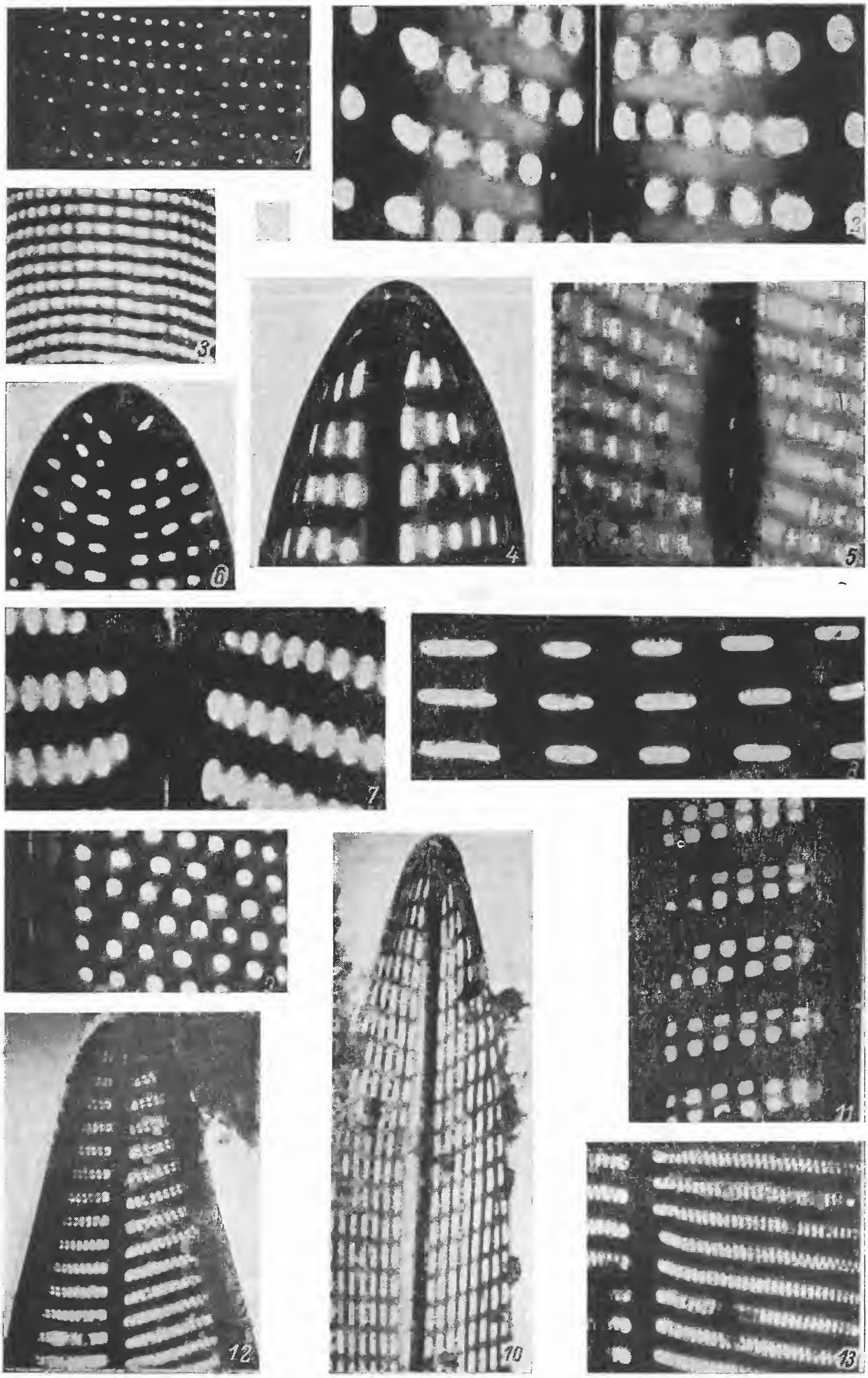


Рис. 2. Поперечный тип расположения ареол.

1—3, 9 — однорядное расположение ареол, округлых по форме: *1* — *Licmophora gracilis* var. *gracilis* (×5800), *2* — *Cocconeis scutellum* var. *scutellum* (×16 500), *3* — *Striatella delicatula* (×16 500), *9* — *Nitzschia sigma* (×12 250); *4, 5, 7, 10* — однорядное расположение ареол, вытянутых вдоль створки (линеолированных): *4* — *Navicula ramosissima* (×13 750), *5* — *N. subrostellata* (×13 750), *7* — *N. pennata* var. *pontica* (×5000), *10* — *N. subagnita* (×8250); *6, 8* — однорядное расположение ареол, вытянутых поперек (штриховые) створки: *6* — *Cocconeis placentula* var. *euglypta* (×9000), *8* — *C. placentula* var. *intermedia* (×16 250); *11* — двурядно-прямое расположение ареол у *Synedra tabulata* var. *tabulata* (×5000); *12, 13* — двурядно-косое расположение ареол у *Navicula* sp. (×16 500).

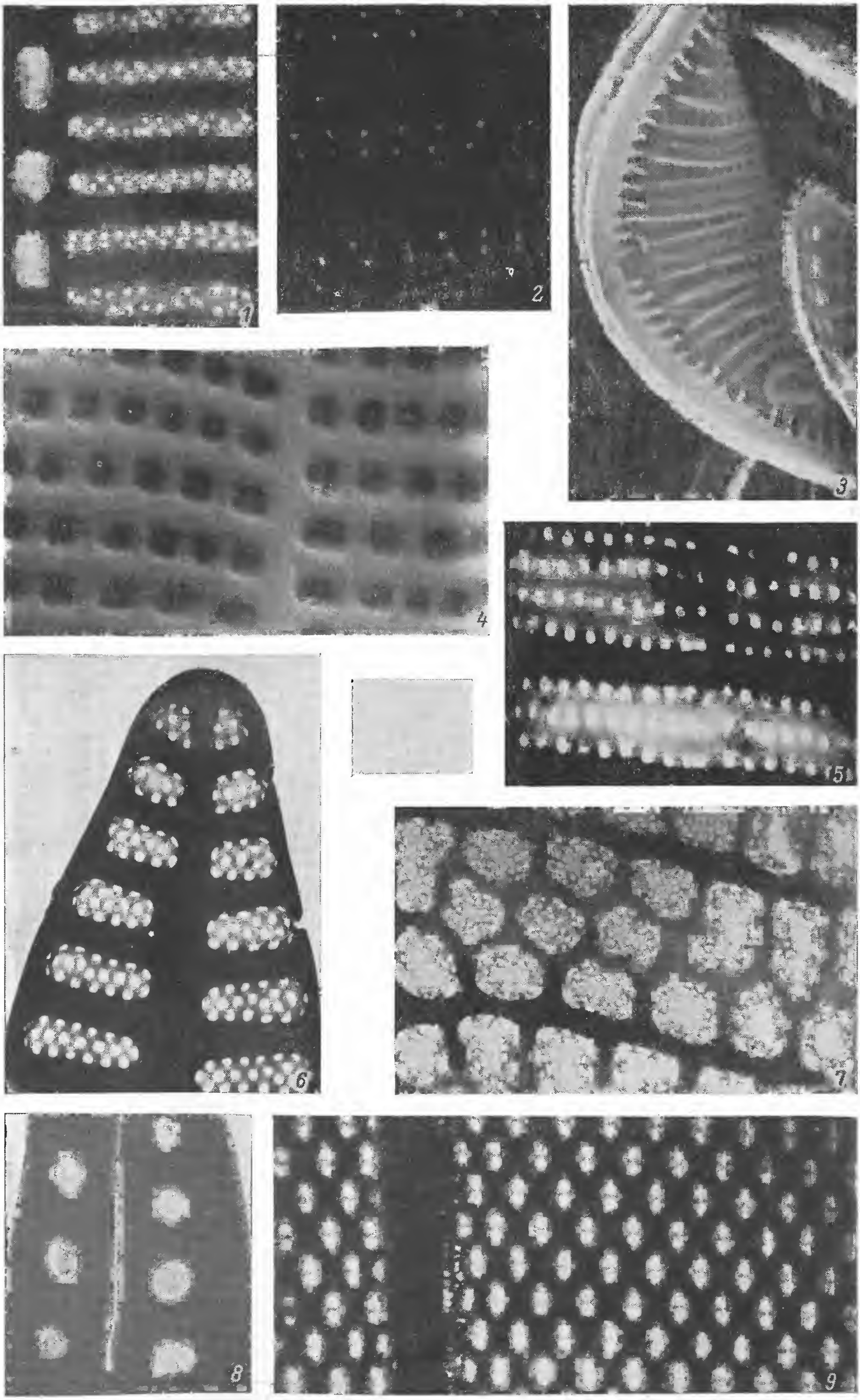


Рис. 3. Поперечный, продольный и взаимопересекающийся типы расположения ареол.

1—7 — поперечный тип расположения ареол: *1*, *2* — двурядно-косой вариант у *Nitzschia turgidula* (фот. В. И. Михайлова, ×2630) и *Amphora delicatissima* (×17 000); *3* — ребра у *Rhopalodia musculus* (по Н. И. Караевой, 1981, ×5700); *4* — однорядный подтип с квадратными ареолами у *Achnanthes brevipes* var. *brevipes* (×6500); *5—7* — многорядный подтип расположения: *5* — *Diatoma vulgare* var. *lineare* (×19 500), *6* — *Cocconeis pinnata* (×16 500), *7* — *Achnanthes longipes* (×16 250); *8* — продольный тип расположения у *Gomphonema domniciae* (×16 500); *9* — взаимопересекающийся тип расположения ареол у *Pleurosigma elongatum* (×13 750).

К ст. Т. В. Дмитревской и др., с. 547

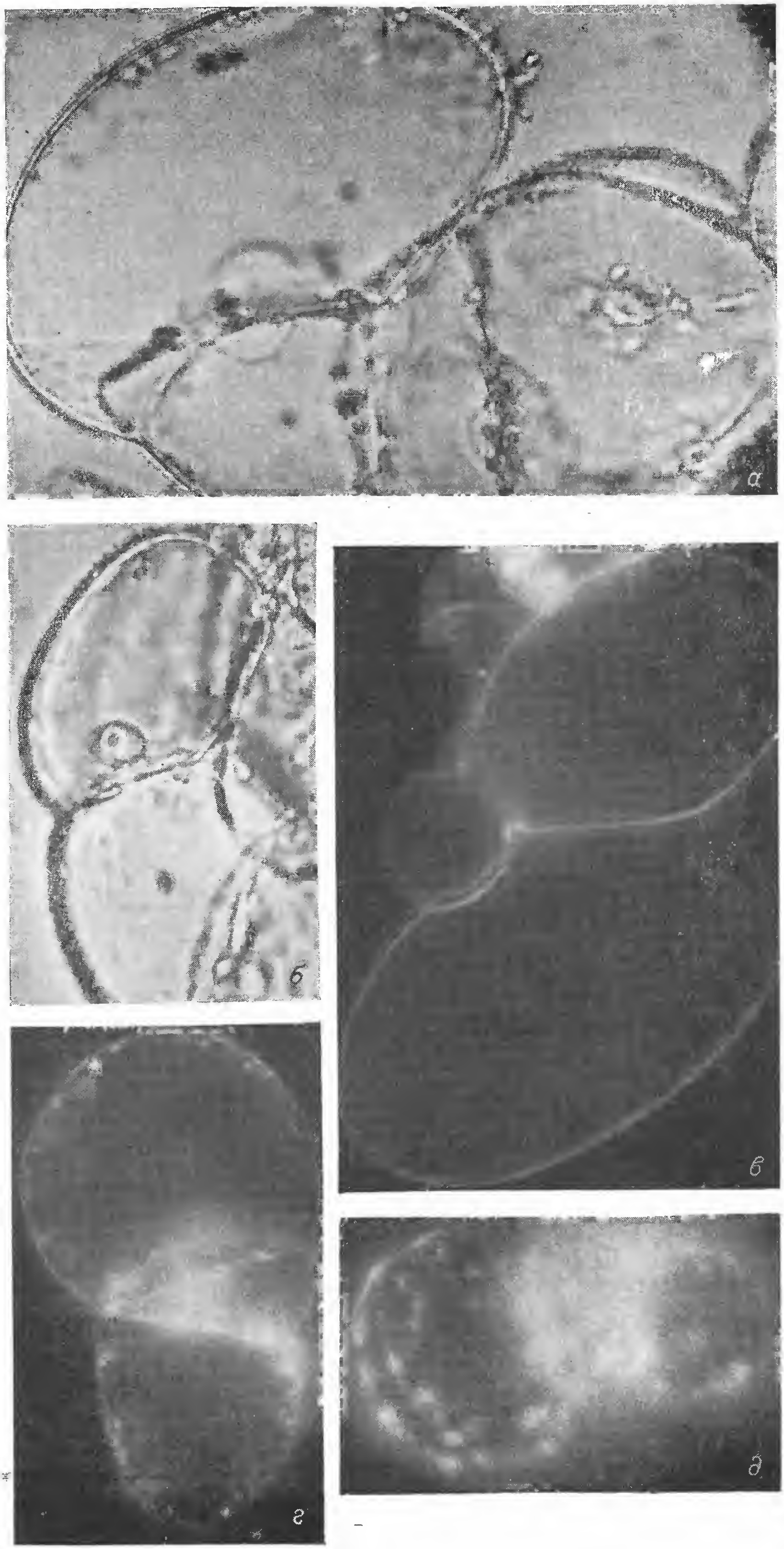


Рис. 1.

а, б — паренхимные клетки поверхностной зоны каллусной ткани штамма женьшеня в стационарной фазе роста. Клетки сильно вакуолизированы, в них нет пластид, ×90; *в* — паренхимные клетки той же зоны после окраски карминомицином. Наблюдается яркая зеленая флуоресценция наружной оболочки клетки и ядра, ×90; *г, д* — яркая оранжевая флуоресценция мембран митохондриального комплекса вдоль наружной стенки в клетках из той же зоны штамма женьшеня, ×40.

К с. 547

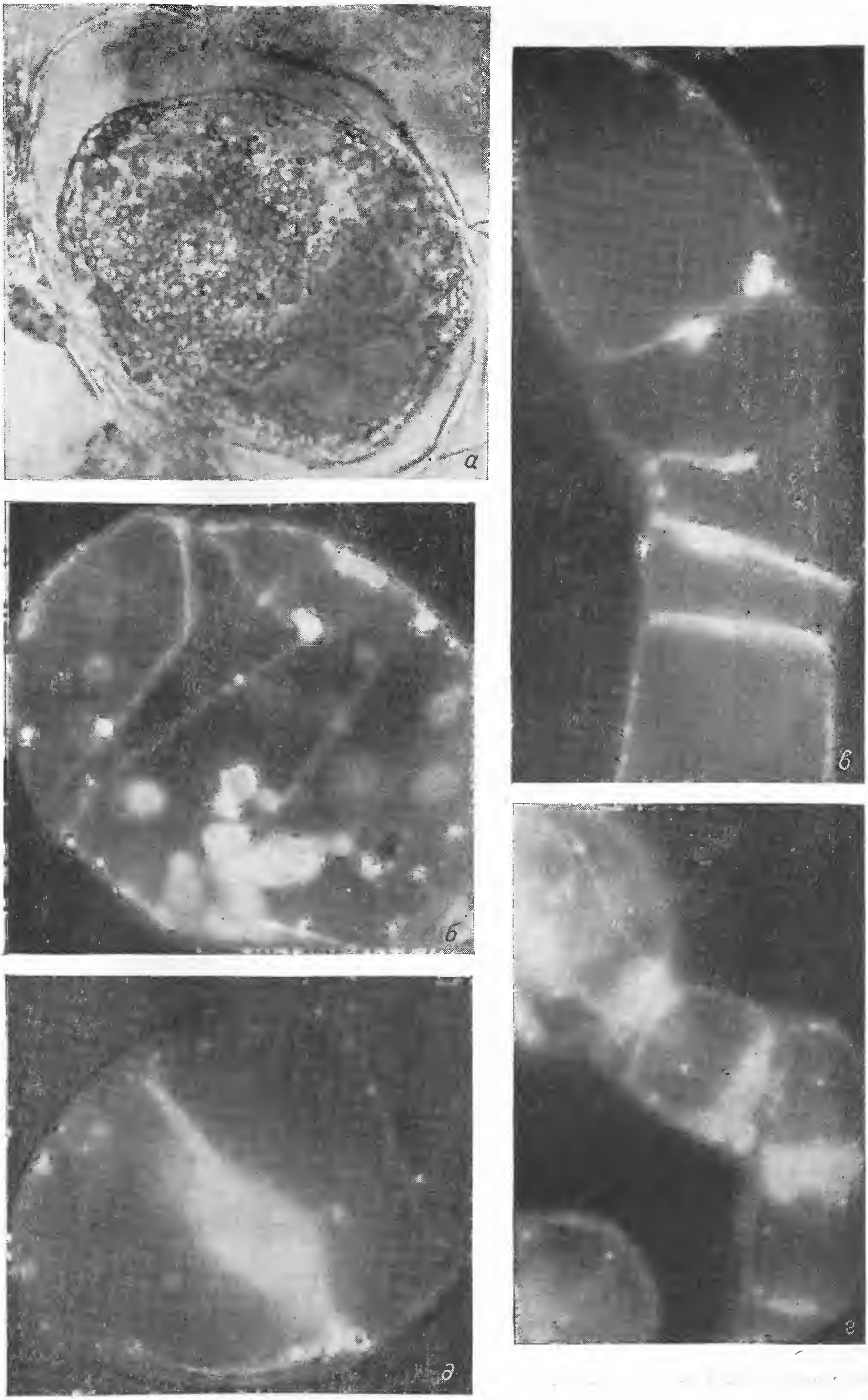


Рис. 2.

а — паренхимные клетки средней зоны каллусной ткани штамма женьшеня, заполненные крахмальными зернами, ×90; *б* — желтое свечение в поверхностных слоях крахмальных зерен в паренхимных клетках той же зоны, ×90; *в—д* — яркое оранжевое свечение наружной оболочки популяции делящихся паренхимных клеток, яркое свечение участка цитоплазмы, прилегающего к периклинальным перегородкам, ядерной мембраны и развивающихся митохондрий вдоль наружной оболочки клеток, ×90.

К с. 547

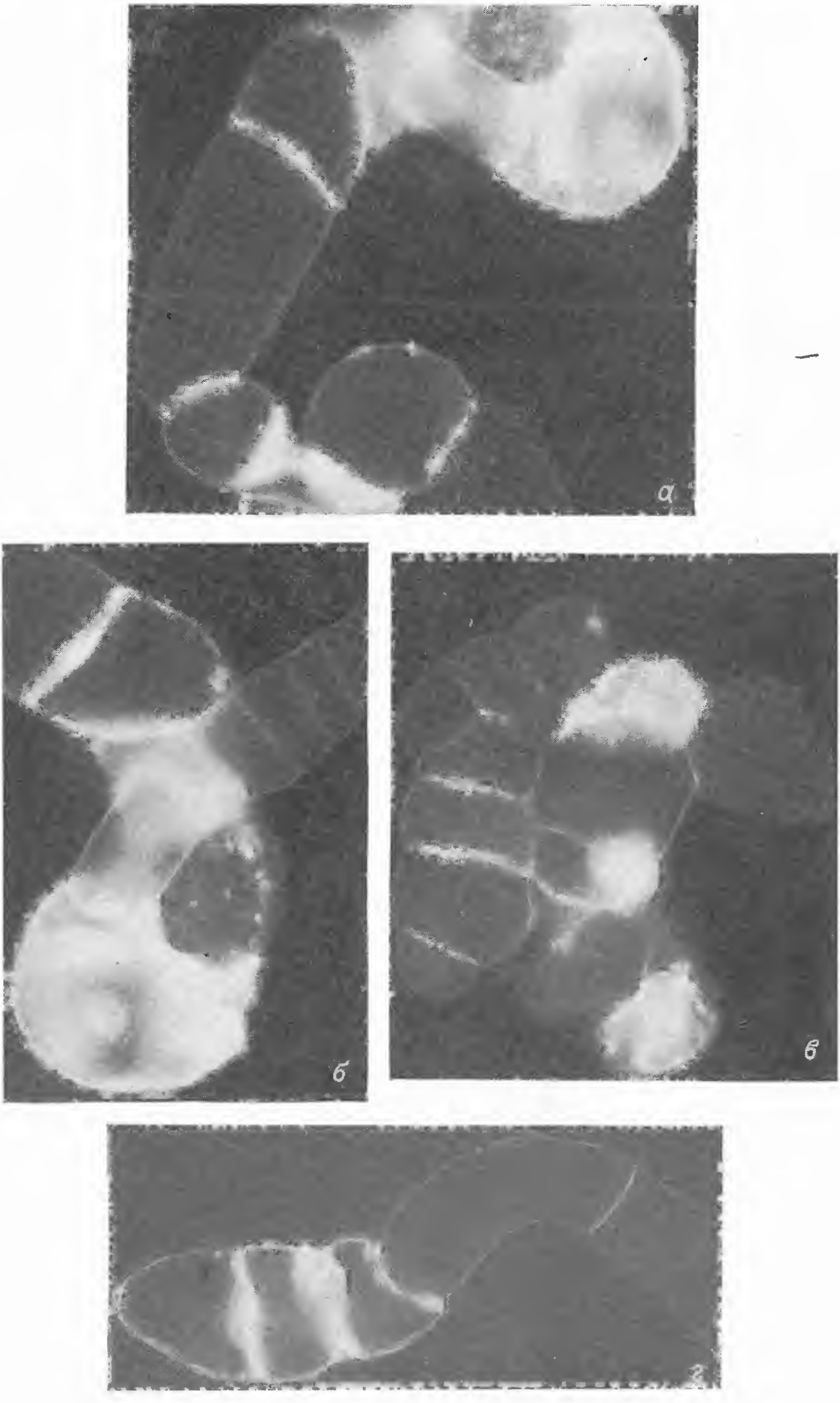


Рис. 3.

а, *б* — популяции делящихся паренхимных клеток в наружной зоне штамма женьшеня, ×90; *в*, *г* — яркое свечение ядерной мембраны, яркая оранжевая флуоресценция наружной мембраны цитоплазмы вдоль поперечных перегородок при делении клеток, ×90.

CONTENTS

Page

G. A. Komar. Morphology of *Liliaceae* ovules 417

Yu. V. Gamaley, M. V. Pakhomova. Minor veins of dicotyledonous leaf. II. Taxonomical distribution of the main types 428

M. A. Baranova. To the question of the composition of the species *Populus populina* (*Salicaceae*) 441

Z. V. Bolkhovskikh. On the pollen morphology of *Najas major* (*Najadaceae*) 448

COMMUNICATIONS 453

N. P. Guricheva, N. V. Izmailova, N. N. Slemnev, S. Lkhagvasuren. *Stellera chamaejasme* (*Thymelaceae*) in the steppes of Eastern Khangai. (453). — **N. I. Blokhina.** Two species of conifers from the Miocene of Rettikkhovka (Southern Primorye), detected by the carboniferous wood. (463). — **O. D. Nikiforova.** To the study of *Vicia lilacina* (*Fabaceae*). (468). — **G. M. Anisimova.** Development and structure of seed in *Orobanche cumana* and *O. alsatica* (*Orobanchaceae*). (473). — **S. N. Ziman.** About comparative morphology and phylogeny of genus *Trollius* (*Ranunculaceae*). (483). — **A. F. Luknitskaya.** On some factors inducing conjugation in desmids (*Chlorophyta*, *Desmidiales*). (491). — **T. I. Ivanova, T. K. Golovko.** The use of the markid assimilates for the growth and respiration of plants from the Wrangel Island. (498). — **L. I. Milkina.** On ecology and distribution of the fir tree forests in the Ukrainian Karpathians in connection with the problem of their mapping and restoring. (503). — **I. N. Safronova.** Materials to the flora of the Mebel and Hooker Islands (Franz Joseph Land). (513). — **T. I. Nechaeva, J. S. Polichuk.** On the monoecy in *Carex macrocephala* (*Cyperaceae*). (519). — **V. V. Starikova.** Morphological-anatomical characteristics of nutlets in some species of *Rosa* (*Rosaceae*). (522). — **I. V. Makarova, N. E. Gusliakov.** The types of arrangement of areolae in the striae on the valvae of pennatae diatoms. (524). — **V. D. Lopatin.** On the northernmost habitat of *Zizania latifolia* (*Poaceae*). (528). — **V. G. Sergienko.** On the teratology of inflorescence in *Leucanthemum vulgare* (*Asteraceae*). (532).

NEW TAXA 534

L. V. Averianov. New species of the genus *Dactylorhiza* (*Orchidaceae*) from Central Asia and the Caucasus. (534). — **V. A. Shultz.** A new species of the genus *Bolbosaponaria* (*Caryophyllaceae*) from the Tadik SSR. (539).

PROTECTION OF THE PLANT WORLD 541

L. I. Malyshev, K. A. Sobolevskaya. On the programme «Biology of Siberian plants for the state conservation». (541).

METHODS IN BOTANICAL RESEARCH 546

T. V. Dmitrevskaya, L. I. Slepyan, L. S. Ivanov, G. M. Barenboym. The utilization of antibiotic of carminomycin in the study of the culture of ginseng tissues. (546).

CRITICS AND BIBLIOGRAPHY 549

E. P. Matveeva. (*A review*). Flora and vegetation of the Timan-Pechora Rerion. 1978. (549). — **G. V. Porutzky.** *S. Yu. Yunusov.* Alkaloids. 1981. (551). — **N. I. Rubtsov.** (*A review*). Red Data Book of the Kazakh SSP. Rare and endangered animal and plant species. Part 2. Plants. 1981. (553). — **V. V. Petrov.** *A. V. Smirnov.* Plant world. 1981. (555). — **G. S. Rosenberg.** (*A review*). Special volume of the journal «Vegetatio» on classification and ordination of vegetation. 1980. (557).

1 р. 90 к.

Индекс
70056

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

Г. А. Комар. Морфология семяпочек семейства лилейных 417

Ю. В. Гамалей, М. В. Пахомова. Мелкие жилки листа двудольных. II. Таксономическое распределение основных типов 428

М. А. Баранова. К вопросу об объеме вида *Populus populina* (*Salicaceae*) 441

З. В. Болховских. К морфологии пыльцы *Najas major* (*Najadaceae*) 448

СООБЩЕНИЯ 453

Н. П. Гуричева, Н. Н. Измайлова, Н. Н. Слемнев, С. Лхагвасурэн. *Stellera chamaejasme* (*Thymelaceae*) в степях восточного Хангая. (453). — **Н. И. Блохина.** Два вида хвойных из миоцена Реттиховки (Южное Приморье), установленных по углефицированной древесине. (463). — **О. Д. Никифорова.** К познанию *Vicia lilacina* (*Fabaceae*). (468). — **Г. М. Анисимова.** Развитие и строение семени у *Orobanche cumana* и *O. alsatica* (*Orobanchaceae*). (473). — **С. Н. Зиман.** О сравнительной морфологии и филогении рода *Trollius* (*Ranunculaceae*). (483). — **А. Ф. Лукницкая.** О некоторых факторах, вызывающих процесс конъюгации у десмидиевых водорослей (*Chlorophyta*, *Desmidiales*). (491). — **Т. И. Иванова, Т. К. Головко.** Использование меченых ассимилятов для роста и дыхания растений острова Врангеля. (498). — **Л. И. Милкина.** Об экологии и распространении пихтовых лесов в Украинских Карпатах в связи с задачей их картирования и восстановления. (503). — **И. Н. Сафронова.** Материалы к флоре островов Мейбел и Гукера (архипелаг Земля Франца-Иосифа). (513). — **Т. И. Нечаева, Ю. С. Полийчук.** Об однодомности у *Carex macrocephala* (*Cyperaceae*). (519). — **В. В. Старикова.** Морфолого-анатомическая характеристика орешков некоторых видов рода *Rosa* (*Rosaceae*). (522). — **И. В. Макарова, Н. Е. Гусляков.** Типы расположения ареол в штрихах на створках пеннатных диатомовых водорослей. (524). — **В. Д. Лопатин.** О самом северном местопроизрастании *Zizania latifolia* (*Poaceae*). (528). — **В. Г. Сергиенко.** О тератологии соцветия *Leucanthemum vulgare* (*Asteraceae*). (532).

НОВЫЕ ТАКСОНЫ 534

Л. В. Аверьянов. Новые виды рода *Dactylorhiza* (*Orchidaceae*) из Средней Азии и с Кавказа. (534). — **В. А. Шулц.** Новый вид рода *Bolbosaponaria* (*Caryophyllaceae*) из Таджикской ССР. (539).

ОХРАНА РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА 541

Л. И. Малышев, К. А. Соболевская. О программе «Биология нуждающихся в государственной охране растений Сибири». (541).

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ 546

Т. В. Дмитревская, Л. И. Слепян, Л. С. Иванов, Г. М. Баренбойм. Использование антибиотика карминомицина в исследовании культуры тканей женьшеня. (546).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ 549

Е. П. Матвеева. (*Рецензия*). Флора и растительность Тимано-Печорского региона. 1978. (549). — **Г. В. Поруцкий.** *С. Ю. Юнусов.* Алкалоиды. 1981. (551). — **Н. И. Рубцов.** (*Рецензия*). Красная книга Казахской ССР. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. Ч. 2. Растения. 1981. (553). — **В. В. Петров.** *А. В. Смирнов.* Мир растений. 1981. (555). — **Г. С. Розенберг.** (*Рецензия*). Специальный выпуск журнала «Vegetatio». Посвящен классификации и ординации растительности. 1980. (557).

Ботанический журнал, 1983, т. 68, 4, 417—560.